

Шовен, Р. Поведение животных / Р. Шовен; пер. с фр. Л. С. Бондарчука, З. А. Зориной. - Изд. 2-е. - М.:, 2009. - 487 с.

В книге отражены основные направления, по которым идет развитие науки о поведении животных: исследование механизмов обучения, работы по инстинктивному поведению, групповому, половому, родительскому поведению, генетике поведения и т. д. Несомненное достоинство книги --- систематичность и полнота изложения. Написанная с позиций эволюционизма, она позволяет проследить особенности поведения животных от низших их представителей до млекопитающих включительно.

Предназначена для студентов и преподавателей университетов и педагогических институтов, а также для широкого круга читателей, интересующихся жизнью животных.

Реми ШОВЕН

Известный французский биолог, этолог, энтомолог, специалист по социальному поведению муравьев. Доктор наук (1941), почетный профессор Сорбонны, почетный член ряда французских и международных научных обществ. На протяжении всей жизни преподавал в ряде ведущих университетов Франции. В 60-е годы руководил лабораторией пчеловодства, затем лабораторией биологии пчел под Парижем, а также лабораторией общей психофизиологии в Страсбурге. В 1977 г. стал одним из основателей французской Лиги защиты прав животных. Помимо биологических исследований, ряд работ Р.Шовена посвящен феномену экстрасенсорного восприятия и другим паранормальным аспектам психики человека.

Р.Шовен -- автор многочисленных монографий и статей, посвященных различным аспектам поведения животных. На русский язык были переведены его книги "Жизнь и нравы насекомых" (1960), "От пчелы до гориллы" (1965), "Поведение животных" (1972), которые сыграли большую роль в популяризации достижений этологии в России.

ВВЕДЕНИЕ

ТЕОРИИ ПОВЕДЕНИЯ

Науку обычно мало заботит собственная история, но все же напомним в нескольких словах, как развивались представления о поведении животных.

Уже на первом этапе развития зоопсихологии определились два основных направления: механицизм и антропоморфизм, представители которых оперировали в равной степени наивными аргументами. Механицисты вслед за Декартом считали, что животное — это всего лишь машина, а посему, как утверждал, например, Мальбранш, собаку можно истязать, не обращая внимания на ее визг — это не более чем скрип плохо смазанного механизма; отсюда с совершенной очевидностью явствует, что собаку этот философ никогда по-настоящему не видел. Сторонникам же антропоморфизма животное представлялось без малого человеком, существом, способным любить, страдать и рассуждать почти по-человечески; такие крайности наводят на мысль, что и эти зоофилы тоже никогда собаку не видели. Я хочу сказать, что и те и другие видели не собаку, а свое собственное предвзятое представление о ней.

Перейдем к первым бихевиористам и рефлексологам: Лебу, Уотсону и Павлову. Мне придется высказать в их адрес несколько критических замечаний, но это ни в коей мере не мешает мне тут же и притом без всяких оговорок признать их исключительные заслуги перед зоопсихологией. Они заложили фундамент этой науки, первыми утвердив правильный подход к ее специфическим проблемам. Этот подход состоял в следующем: выводам должны предшествовать наблюдения, причем, говоря о животных, следует воздерживаться от таких понятий психологии человека, как разум и сознание. Нам не дано знать, о чем собака думает и думает ли она вообще, но если мы начнем наблюдать за ней, то сможем узнать, *что она делает*. Задача, сформулированная таким образом, кажется довольно скромной, однако она поставлена в таком виде самим развитием науки, и сегодня мы ее иначе и не представляем себе.

Но *бихевиористы были атомистами*, и в этом заключалась слабость их построений. Находясь под сильным впечатлением успехов физики конца XIX в., они стремились обнаружить некие

атомы поведения — простые явления, из различных сочетаний которых должно складываться поведение в целом.

Леб полагал, что нашел их в *тропизмах*, которые присущи не только животным, но и растениям — организмам, несомненно, более простым. Он считал, что с помощью тропизмов удастся глубже проникнуть в элементарные явления жизни. В самом деле, что может быть проще движения герани, изгибающейся к свету, а между тем этот тропизм (от греческого «тропос»— поворот, направление) встречается и у животных, например у бабочки, летящей на пламя. Леб искал тропизмы и находил их повсюду. Действительно, каким бы воздействиям ни подвергать организм, ответная реакция всегда налицо, хотя иногда она может оказаться бесполезной и лишенной смысла.

Знаменитый опыт Леба с гусеницами золотистого шелкопряда (*Porthesia chrysorrhea*) общеизвестен, но о нем стоит рассказать еще раз. Гусениц помещали в стеклянную трубку, обращенную запаянным концом к солнцу, и они автоматически ползли в сторону солнечных лучей и гибли под действием высокой температуры; тем не менее назад они не отступали. Эти вынужденные и часто неадаптивные, т. е. препятствующие выживанию организма, движения, столь похожие на движения растений, эти *тропизмы* тем более восхищали Леба, что позволяли ему разделаться с проблемой «свободы воли». Не правда ли, стремление разрушить концепцию «свободы воли» с помощью герани и гусениц выглядит довольно странно, и сегодня эти попытки нам смешны, но застрахованы ли мы сами от подобных просчетов?

Не тщись Леб во что бы то ни стало доказать заранее заданные положения, он бы скоро заметил, что в естественных условиях поведение гусеницы *Porthesia* совсем иное, нежели в лаборатории. Эта гусеница непрерывно объедает листья, но едва только солнце начнет припекать, она, как всякое другое животное, тут же прячется в тень. Чем же вызвано столь нетипичное поведение гусеницы в лаборатории? Да просто тем, что она оказалась в совершенно необычных условиях. В самом деле, в стеклянной трубке она полностью лишена привычных ее зеленому миру зрительных, тактильных и химических раздражителей; кроме того, трубка жестко ограничивает возможности передвижения, позволяя ползти лишь вперед или назад, а отступать — не в привычках этой гусеницы. Когда на нее падают слишком сильные солнечные лучи, она предпочитает не пятиться назад, а отползти в сторону. Словом, этот тропизм гусеницы *Porthesia* не что иное, как *патология*. В равной мере это справедливо для большинства тропизмов, особенно для фототропизмов, которые так любили изучать последователи Леба. Реакции животных на химические раздражители, на влажность и температуру, вероятно, в большей степени отвечают концепции Леба.

Павлов, как и Леб, тоже был атомистом, но не столь прямолинейным. Он также считал, что сложное поведение можно расчленить на простые единицы — условные рефлексы. Работал он главным образом с собаками в свето- и звуконепроницаемом помещении, так называемой «башне молчания». Собаку помещали в станок и при помощи шлеек фиксировали ее положение, не допуская никаких движений. Экспериментатор добивался, чтобы на строго определенные раздражители животное реагировало строго определенной реакцией. Например, собаки должны были связывать звук метронома с вкусом мяса, так что в конце концов один лишь звук метронома вызывал слюноотделение.

На самом же деле реакция выражается не только в этом: собака непроизвольно помахивает хвостом, если его заблаговременно не подвязать, настораживает уши, ее дыхание учащается. Одним словом, из целой группы реакций, сопровождающих этот акт, произвольно выбирали лишь одну — слюноотделение. Тем не менее следует признать, что изучение условных рефлексов оказалось весьма плодотворным методом исследования. Условные рефлексы и сейчас остаются почти единственным инструментом физиологов, стремящихся разобраться в элементарных функциях мозга.

Что до этолога, то такой подход его явно не удовлетворит, и в первую очередь это относится к методу. Совершенно очевидно, что содержание животного в стесненных условиях само по себе может вызвать стресс, причем настолько значительный, что у крыс, например, одно это может привести к развитию язвы желудка. Далее, возможность перемещаться способствует проявлению у животных исследовательской активности — фундаментальной формы функционирования организма, присущей почти любому поведению. Для этолога наибольший интерес представляет именно эта активность, а также целый ряд других реакций, которые никогда не бывают изолированными; их вычленение приводит к невозможности какой бы то ни было интерпретации как самих этих реакций, так и поведения в целом. Для этологов понятие условного рефлекса *в узком смысле* — не побоимся сказать это — лишено смысла.

В начале 20-х годов XX в. это поняли многие биологи, и в числе первых — Хейнрот, а затем его великие последователи Лоренц и Тинберген. Ими была основана так называемая *объективистская школа*, которая делала упор на наблюдения в естественных условиях, вне стен лаборатории. Второй ее характерной чертой в отличие от школы Леба было преимущественное изучение высших позвоночных и лишь в гораздо меньшей степени — беспозвоночных. Внимание животного, говорили объективисты, привлекают сигналы, иногда довольно сложные. Сигналами могут служить ярко окрашенные части тела — зеленое зеркальце на крыле

селезня, красная грудка зарянки и т. д. С помощью экспериментов можно выяснить, каково значение той или иной составляющей в структуре сигнала. Эти сигналы — *релизеры* (déclencheurs, évocateurs, releasers) — служат как бы ключом, позволяющим высвободить часть внутренней энергии, спрессованной в организме, и направить ее по вполне определенному каналу, который только этим ключом и открывается. Исходя из подобных представлений была разработана новая теория поведения, возможно и не лишенная недостатков, но зато менее «частная» и теснее связанная с реальностью, чем предшествующие.

Но время идет, и вот уже 30 лет отделяют нас от появления знаменитой работы Лоренца «Der Kumpan in der Umwelt der Vögel»— работы, в которой он выводит объективизм на плодотворный путь (хотя тогда мало кто это осознавал). В настоящее время работы по поведению чаще всего представляют собой лишь перепевы идей основоположников этологии, независимо от того, принадлежат ли они их сторонникам или противникам. Лоренц и Тинберген, создавая свою систему, обратились к изучению брачного поведения, но это не значит, что нужно описывать и анализировать *только* брачные церемонии (птиц, рептилий, пауков), до бесконечности уточняя фазы ритуалов и элементы фаз. Настало время снова обратиться к истокам биологии, взглянуть на природу открытыми глазами, не затуманенными никакими теориями. Пора вновь поставить старый вопрос: что такое живой организм, что он делает, как его изучать?

Наиболее простой и широко принятый сейчас в науке ответ на этот вопрос таков: живое существо — это машина. Но как понять эту машину? Позвольте привести притчу. Пусть марсианин, впервые попавший на нашу планету, нашел часы. Как он сообразит, что это такое? Если он специалист по металлам, то он не преминет отметить сплавы, из которых состоит корпус, отметит способы обработки и т. п. (это *микроанатомия*); затем его внимание привлекут шестеренки и анкерное устройство, их взаимодействие (*физиология*). Но если, достигнув этого пункта, он не сделает следующего шага, не перейдет к «внешнему», «молярному» [1] (*этология*) изучению часов, не увидит, что этот механизм измеряет время, то упустит основное и ничего в часах не поймет.

Распространим эту аналогию на живые существа, избегая по возможности (что очень нелегко) финалистского [2] языка. Я не

[1] Термин «молярный» Шовен и другие авторы используют для обозначения относительно общих поведенческих свойств организма. Здесь описание на «молярном» уровне противопоставляется подходу, который Шовен назвал атомистическим.— *Прим. ред.*

[2] *Финализм* (то же, что телеология) — идеалистическое учение, согласно которому все в природе устроено целесообразно и всякое развитие является осуществлением заранее предустановленной цели.— *Прим. ред.*

говорю, что часы — это механизм *для измерения* времени. Я говорю, что часы *измеряют* время. Точно так же хищник — это машина, которая ловит добычу, бобр — машина, строящая плотины, и т. д. *Выделить в каждом случае основное и характерное направление активности, которое служит стержнем всего поведения*, изучить поведение как функцию этой активности, исследовать детали, имея в то же время в виду общую картину,— такова, по-моему, основная задача этологии. Пусть сформулированная подобным образом задача исследований кажется весьма скромной, но только так можно избежать легковесности иных теорий. Такой подход позволил отойти от исключительного изучения тропизмов, когда за шестеренками забывали о часах. Гусеница *Porthesia* — это прежде всего механизм, объедающий листья растений, для чего вполне достаточно хеморецепторов, а свет большой роли не играет; это, пожалуй, ясно a priori.

Как же узнать, какова деятельность того или иного механизма — животного? Не всегда это просто; вот, например, шимпанзе — какова основная задача этой достаточно сложной машины? Однако для большинства видов вполне достаточно выяснить, к чему животное проявляет «страстный интерес». Всем биологам, несомненно, известно, что средоточием интересов паука служит паутина, поэтому, изучая его поведение, вопросы следует формулировать «на языке нитей и паутины». Для птицы главное — гнездо, и чтобы получить вразумительный ответ, ее надо спрашивать «на языке пушинок и веточек». Точно так же бобр ответит нам только в том случае, если говорить с ним на языке «бревен, глины и камней», и т. д. Вот почему я уже несколько лет призываю изучать поразительно разнообразные сооружения животных. Не сомневаюсь, что исследования, связанные со строительным инстинктом, приведут к самым плодотворным и убедительным результатам. Одним словом, перед животным следует ставить не любые задачи, а лишь такие, к решению которых приспособлена его внутренняя механика. Не требуйте от часов, чтобы они служили вам компасом или амперметром. Одни и те же поведенческие опыты с осьминогом, крысой или шимпанзе дают курьезно схожие результаты, заставляющие предполагать, что шимпанзе, осьминог или крыса — одно и то же. Понятно, что такой вывод совершенно неоснователен и что виной всему — слишком упрощенный экспериментальный подход. Движение часового механизма осуществляется посредством шестеренок и анкерного устройства, но, располагая только этими сведениями, мы вряд ли сможем разобраться в каталогах часовых фирм.

Неоспоримые успехи объективистской школы можно объяснить, в частности, тем, что исследователи обратили внимание на фактор, в определенный период приводящий в возбуждение любое животное,— на выбор партнера для спаривания. Все же последо-

вателям Лоренца и Тинбергена не стоило замыкаться только в этой проблематике, ведь в жизни животных, как мы видели, много других *«центров притяжения»*.

В общем в этой книге теориям уделено незначительное место, а главный упор сделан на объективное изложение фактов, связанных с основными формами поведения. О тропизмах речь идет только в одной главе. Не забыта и физиология (действие гормонов, условные рефлексы), ибо никакие часы все-таки не обходятся без шестеренок...

Кроме того, в отличие от аналогичных работ по поведению основное внимание будет уделено *максимальным функциональным возможностям живой машины*, т. е. высшим формам поведения. Я вовсе не хочу сказать, что элементарные явления, вроде тех, что встречаются у примитивных организмов, лишены интереса, но, как сказал Кёлер, «нет ничего загадочнее начала». В ребенке, конечно, заложены все возможности взрослого человека, но разглядеть их трудно, а вид первых поднявшихся в воздух монопланов ничего не дает для понимания реактивной авиации. Чтобы покончить с метафорами, повторю, что при «молярном» изучении поведения от атомизма не приходится ожидать никакой помощи. Если вы хотите разобраться в поведении органической машины, не следует с первого же шага ограничивать ее возможности весьма искусственными условиями лаборатории, напротив, надо поставить ее в условия нормального, свободного функционирования. Бобр интересен тем, что может строить плотины, и эту его способность и следует изучать. Можно, конечно, расширить круг исследований, изучая его условные рефлексы; у него они, естественно, имеются, и притом довольно сложные. Но что мы узнаем таким путем об этом строителе плотин?

Первые возможности приложения. Максимальные функциональные возможности организмов интересны и по другим причинам. Я глубоко убежден, что наука о поведении, преодолев наивность «младенческого» периода своего развития, не побоится лицом к лицу встретить неоспоримую истину: человек — это представитель класса млекопитающих, а поскольку это так, не следует бояться рассматривать его как такового, по крайней мере в сфере эмоционального. Впрочем, мне могут возразить, что вот уже несколько десятилетий, как этот подход у нас практикуется, и притом весьма решительно. Известно ведь, что приемы крайне узкой теории обучения методом проб и ошибок, основанной на опытах с кошками и крысами, были перенесены в систему школьного образования, где и утвердились прочно и надолго. Но произошло здесь то, что психологи решили, используя первые имеющиеся под рукой средства, объяснить самое сложное — человека — и с элементарными методами бросились в самую неподходящую для этого область *интеллектуального*. Несомненно, у человека возможны

и простые квазирефлекторные формы обучения, но им принадлежит лишь второстепенная роль. На человеческое мышление наложила неизгладимый отпечаток *речь*. Не стоит сравнивать условнорефлекторную деятельность человека и животного. Конечно, такие сравнения правомерны, но они не представляют интереса, точно так же как не представляет интереса изучение условных рефлексов бобра по сравнению с исследованием его строительных способностей. Речь настолько отличает человека от животных, что бессмысленно проводить какие-либо сравнения между ними в сфере интеллектуального.

Но есть область, в которой наше поведение в самом деле элементарно и где мы в гораздо большей степени млекопитающие и имеем гораздо больше общего с обезьяной и крысой, чем нам это представляется. Речь идет об огромной сфере *эмоционального*. В дальнейшем, говоря о родительском поведении, поиске полового партнера, установлении иерархии, защите территории, сдвигах в поведении детенышей и т. д., мы убедимся, насколько важны и актуальны возникающие при этом проблемы. И еще мы увидим, что сколько-нибудь серьезное сравнение перечисленных выше форм поведения животных и человека даже не начиналось. Но близок час, когда психолог создаст модель поведения человека, изучая поведение животных, подобно тому как врачи три четверти экспериментальной патологии изучают не на человеке, а на животных. Контакт зоопсихолога и психолога должен быть плодотворным при исследовании динамики групп, при изучении групп подростков и специфических эмоциональных расстройств у них, взаимоотношений людей во время стихийных бедствий и патогенеза психических заболеваний, не говоря уже об экспериментальной психиатрии. Несомненно, в эмоциональной сфере, как и в патологии, нельзя ставить знак равенства между человеком и обезьяной или крысой, но отнимите у врачей подопытных животных, и это отбросит медицину далеко назад. Именно в этом смысле «братья наши меньшие» могут послужить психологии, как они уже служат биологии человека.

Аналогии, теории и машины. Я уже говорил, что многие теории поведения кажутся примитивными, а аналогии, на которые они опираются,— топорными. Такое впечатление усугубляется еще тем, что сейчас мы располагаем моделями поведения, о каких прежде не могли и мечтать. Речь идет о моделировании поведения на электронных вычислительных машинах с помощью соответствующих программ. Нас не интересует непосредственно вопрос, может ли машина мыслить, но с ее помощью мы можем создавать модели, способные воспринимать и обрабатывать информацию, и притом значительно лучше, чем это делают животные. Теперь можно ждать, что именно инженеры скажут нам, каковы должны быть параметры машины, соответствующей тому или иному живому объекту. Интересно, что при разработке программы игры в шахматы для ЭВМ обнаружилась полная непригодность алгоритмов, реализующих метод проб и ошибок. В результате пришлось обратиться к эвристическим методам, т. е. к созданию определенной стратегии игры. В этой связи следует вспомнить известного специалиста в области обучения Кречевского, утверждавшего, что крыса в лабиринте обучается не методом проб и ошибок, а строит «гипотезы», т. е. здесь опять-таки используется эвристический принцип. При реализации метода проб и ошибок в программах ЭВМ его несостоятельность становится особенно очевидной, так как алгоритмы, построенные на его основе, сложны и вычисления занимают слишком много времени. По-видимому, у животных принцип проб и ошибок не используется по тем же причинам. Анализ работы вычислительных машин помогает уяснить, что классические теории поведения безнадежно устарели.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ РЯДУ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА I

ТРОПИЗМЫ И ОРИЕНТАЦИЯ

Изучение тропизмов занимает весьма незначительное место в современной зоопсихологии. Тем не менее о них стоит сказать несколько слов в связи с более широкой и интересной темой — ориентацией в целом.

Термин *тропизм* происходит от греческого слова, означающего «поворот», так как он первоначально использовался для описания движения растений, поворачивающихся к солнцу. Многие исследователи, в частности Вио́, довольно скоро отметили, что при изучении тропизмов исключительное внимание уделяется лишь первой фазе — ориентации в направлении источника света — в ущерб второй фазе тропного акта (или *таксиса*, как принято называть тропизм во Франции)— *перемещению* к источнику света, имеющему свои особые закономерности. Первые авторы рассматривали тропизмы как автоматические и неадаптивные движения (в сущности, при этом имелись в виду почти исключительно фототропизмы). Однако очень скоро Вио́ показал, что даже такие реакции, которые рассматривались как простые, определяются целым рядом факторов и обладают сложной структурой. Этим вопросом занимался Медиони, детально разобрав его на примере дрозофилы. К факторам этого рода относятся: первичный *положительный* (или отрицательный) *фототропизм*; *исследовательская активность* (см. стр. 256), заставляющая животное обследовать незнакомую территорию или помещение; она носит столь же императивный

характер, как и тропизмы; *фотопатия*, или способность организма выносить тот или иной уровень освещенности (животное, на которое воздействуют целой гаммой стимулов одной модальности, предпочтительно реагирует на стимулы вполне определенной интенсивности); далее идет *фотокинез*, т. е. способность светового раздражителя увеличивать или уменьшать общий уровень двигательной активности животного в единицу времени, и, наконец, последний фактор — *фотоингибиция*.

Именно эти пять факторов определяют направление перемещения животного (к источнику света или от него), а также его скорость и точность. Свет в определенном диапазоне частот, особенно свет зеленой, фиолетовой и ультрафиолетовой областей спектра, действует угнетающе на двигательную активность. Далее, для того чтобы оказалась возможной ориентация, необходим определенный уровень возбуждения нервной системы, зависящий от передних глазков насекомого, а также от некоторых механорецепторов, которые еще недостаточно определены. Если глазки насекомого покрыть непрозрачным лаком, то фототаксис и даже случайные движения в темноте затрудняются.

Классические тропизмы изменяются также в зависимости от внешних условий, что лишний раз доказывает способность организма по-разному реагировать на один и тот же внешний агент. Взлетающие мухи фотопозитивны, хотя обыкновенно они нейтральны или фотонегативны. Пчелы-сборщицы фотопозитивны при температуре выше 15 °С и фотонегативны при температуре ниже 14 °С. Жандер (1954) сообщает, что рыжие муравьи, вышедшие за кормом, фотопозитивны, те же, которые возвращаются к гнезду,— фотонегативны. И этот список тропизмов, изменяющихся в зависимости от внешних условий (хотя возбудитель тропизма остается неизменным), можно было бы значительно расширить. Парди и Папи (1961) составили перечень факторов, в зависимости от которых у ракообразных фотопозитивность может перейти в фотонегативность и наоборот:

1) окраска субстрата (*Pramnus*, *Palœmon*);
2) температура (дафнии, веслоногие раки, личинки *Squilla* и богомолов);
3) интенсивность света (для всех видов);
4) соленость воды (веслоногие и усоногие раки);
5) влажность (*Porcellio*, *Armadillidium*, *Oniscus*, *Orchestia*);
6) содержание углекислого газа и других химических агентов (ветвистоусые, мизиды, Anostraca);
7) линька (*Artemia*, ветвистоусые, веслоногие);
8) адаптация (*Armadillidium*, *Oniscus*, *Daphnia*);
9) состояние сытости или голода (*Armadillidium*);
10) циркадный ритм (*Daphnia*, *Arcadia*).

ИНТЕГРАЦИЯ И ОЦЕНКА

Любая форма ориентации требует:

1) центральной обработки огромного количества пространственной и пространственно-временной информации, полученной организмом, и ее интеграции;

2) отбора из всей массы ориентиров каких-нибудь нескольких;

3) сравнения этих ориентиров.

Связанные с этой оценкой органы чувств и их части находятся в определенных *иерархических* взаимоотношениях. Маркл (1962), например, показал, что у муравья за равновесие и постуральную чувствительность в первую очередь отвечают чувствительные волоски шейных пластинок и в наименьшей степени — волоски, расположенные на брюшных сегментах; щетинки же стебелька, коксы и антенн играют промежуточную роль.

Если органы чувств производят первичную фильтрацию раздражителей, то окончательный отбор осуществляется высшими инстанциями. Это прекрасно видно в эксперименте по переносу ульев, выполненном фон Фришем и Линдауэром. Пчелы первоначально собирали пищу к югу от улья; затем ульи переносили на новое место, не оставляя никаких старых ориентиров. Пчелы и на новом месте отправлялись за кормом на юг, ориентируясь по солнцу. Но если в первом случае на пути к корму они должны были пролетать вдоль изгороди и такая же изгородь встречалась им и во втором случае, то они пренебрегали показаниями небесного компаса и летели вдоль изгороди, как бы она ни была ориентирована. С другой стороны, изучая релизеры, этологи показали, как организм избирательно воспринимает сигналы, поступающие из окружающей среды. Предпочтение, оказываемое тому или иному ориентиру, может зависеть, в частности, от времени суток. Опфингер (1931) показал, что пчела руководствуется разными ориентирами, когда летит за кормом и когда возвращается. В первом случае она обращает внимание на цвет, форму, размер и запах источника взятка, на обратном пути ее интересует лишь расположение цели полета относительно окрестных ориентиров. Другим примером могут служить эксперименты Отто (1965). Он показал, что, перенося пчелу с одного места на другое в то время, когда она сосет сироп, можно заставить ее изменить сообщение о направлении, указываемое виляющим танцем. Точно так же, изменяя расстояние, которое она должна пролететь, возвращаясь к улью, можно заставить пчелу изменить сообщение о расстоянии до источника взятка.

ПОНЯТИЕ О ТРАНСПОНИРОВАНИИ

Карл Фриш показал, что пчелы обладают способностью преобразовывать астрономическую информацию в поле тяготения [1]. Эта способность встречается и у других насекомых, например у муравьев, божьих коровок и жуков-навозников. Божьи коровки ведут себя так же, как и пчелы, в том смысле, что «двигаться к солнцу» для них равносильно движению вверх при транспонировании. Навозник поступает наоборот, а муравьи движутся вверх или вниз. Божья коровка может в той или иной степени отклоняться от вертикали. Если она ползет под углом 20° вправо относительно направления на солнце, то на вертикальной стенке она отклонится от направления силы тяжести на 20° *вправо или влево*. Жук-навозник, ползущий по горизонтальной плоскости в том же направлении, что и божья коровка, на вертикальной стенке отклонится от вертикали на 20° *влево и вниз*. Что касается муравьев, то они поползут под углом 20° вправо или влево, вверх или вниз от направления силы тяжести. Таким образом, у этих насекомых процесс преобразования менее совершенен, чем у пчел. К тому же Жандер показал, что преобразование астрономических данных (у мухи *Lucilia*) носит скорее качественный характер и не соответствует строго изменению угла движения по отношению к солнцу. Сохраняется лишь определенная пропорциональность (например, углу 20° в горизонтальной плоскости между направлением движения и источником света соответствует угол 30° относительно вертикали). Впрочем, по данным Тенкоффа-Эйкмана (1959), у жуков-чернотелок преобразование происходит вполне адекватно.

Но и сами пчелы не абсолютно точно преобразуют астрономическую информацию; они совершают небольшие систематические ошибки, величина которых оказывается наименьшей вблизи вертикали или перпендикуляра к ней. Однако ошибка ли это или же просто способ измерения углов у пчел отличен от нашего? Такой вопрос возникает в результате анализа так называемого «веерного» опыта, поставленного в 1961 г. Фришем. Чашки с сиропом располагали на равных расстояниях от улья по радиусам воображаемой окружности, причем угловое расстояние между двумя соседними чашками было очень незначительным. Пчела сосала сироп из одной чашки и затем оповещала остальных сборщиц в улье. Оказалось, что пчелы точно подлетали только к этой чашке, игнорируя угловую «ошибку», возникающую при транспонировании (см. стр. 465).

[1] *Транспонирование*, или способность преобразовывать при ориентации астрономические данные в поле тяготения, заключается в следующем. Во время полета пчела, например, запоминает угол между направлением на кормушку и на солнце. В темном же улье на вертикальной стенке этот угол сохраняется, но отсчет идет уже от вертикали, т. е. от направления действия силы тяжести.— *Прим. ред.*

ОРИЕНТАЦИЯ И ПАМЯТЬ

Роль *памяти* при ориентации, вероятно, очень велика. Особенно детально этот вопрос был изучен на пчелах. В одном из опытов Линдауэра пчелы летали последний раз за сиропом в октябре 1961 года на расстояние 300 м к югу от улья; в марте 1962 года, после зимовки, они сразу же отправились в том же направлении. Пчелы-разведчицы, летающие за водой на протяжении всей зимовки, помнят, к какому пруду они летали в последний раз. «Долготанцующие» пчелы (Dauer-Tänzerinnen), не прекращающие своего виляющего танца на внутренней стенке улья по многу часов и дней,— один из поразительных примеров того, как в природе достигается длительное сохранение сложной информации. Бройнингер описывает такой случай: танцующие пчелы в последний раз указывали местонахождение корма на 385 м к северо-востоку от улья 1 ноября 1959 года. Затем улей был закрыт, а 8 декабря 1959 года, когда его вновь открыли, пчелы тут же начали танцевать, указывая прежнее направление. Если пчел в разное время суток кормить в разных направлениях от улья, то «долготанцующие» пчелы в соответствующие моменты будут показывать правильные направления. Линдауэр (1960) и Финк (1959) сообщают, что эти танцоры-«марафонцы» в состоянии запомнить четыре разных направления местонахождения корма, соответствующие четырем различным моментам времени.

Поразительной способностью запоминать обонятельно-вкусовые раздражители обладают лососи. Так, после многих месяцев морских странствий они помнят химический состав воды родной протоки. Хаслер со своими сотрудниками (1951—1960) приучал лососей в лабораторных условиях определенным образом реагировать на запах лаванды. И хотя в естественных условиях этот запах не имеет для лососей жизненно важного значения, они еще помнили его через 2 года после эксперимента.

ОРИЕНТАЦИЯ ПО СОЛНЦУ

Солнце служит компасом не только пчелам, но и многим другим животным. По нему ориентируются мелкие ракообразные *Talitrus*, *Talorchestia*, *Orchestia*, когда, очутившись на суше, стремятся возвратиться в море. Это было весьма оригинально продемонстрировано на рачках *Talitrus saltator*. В 1960 году Парди собрал рачков из трех популяций на Адриатическом побережье, местообитания которых были по-разному ориентированы относительно моря. Привезенные в лабораторию и выпущенные в комнате при искусственном освещении рачки каждой популяции ползли в тех направлениях, в каких они поползли бы на берегу, чтобы добраться до моря. И потомство их вело себя точно так же! Более

того, рачок, перевезенный с участка *A* побережья на участок *B*, ориентированный в противоположную сторону, будет двигаться в прежнем направлении и, конечно, не доберется до воды. Ясно, что он море непосредственно не воспринимает.

Аналогичные явления были обнаружены у пауков, а также у муравьев (Жандер, 1957, у *Formica*) и у различных других насекомых. Водомерки *Velia* из Дании или Испании всегда движутся точно на юг. Эмис (1959) обнаружил, что в Испании *Velia* всегда движутся под постоянным углом к направлению на солнце (угол этот составляет 100°). Лучше всех в этом отношении изучены пчелы; точность их ориентации общеизвестна (см. стр. 466).

Но, оказывается, *Talitrus* и *Velia* сохраняют постоянное направление движения и *ночью*. Создается впечатление, что они каким-то образом могут «рассчитывать» траекторию движения солнца, «отступающего» ночью с запада на восток. В случае с *Talitrus* ситуация еще более усложняется, так как в лунную ночь они ориентируются по луне (Папи и Парди, 1954; Папи, 1960).

По солнцу ориентируются и рыбы. Хаслер с сотрудниками (1956—1960) поставил интересный опыт на рыбах из озера Мендота (Висконсин). Рыб помещали в небольшой сосуд и ставили его посреди кругового ограждения, в котором были устроены убежища. Действуя слабым электрическим током, рыб вынуждали выплывать из сосуда и искать убежища. Оказалось, что в солнечный день рыбы плыли в том же направлении, как если бы их выпустили на свободу в озере (там они в таких случаях плывут к тому месту берега, где они метали икру).

Участок побережья, на котором морские черепахи откладывают яйца, не превышает обычно 100 м. Однако черепахи, выпущенные за 90 км от берега, совершенно точно направляются к этому участку, если только солнце не скрыто облаками. Если же им показывать солнце, отраженное в зеркале, то они плывут в противоположную сторону. Вероятно, здесь нельзя говорить об истинной ориентации по солнцу, так как если черепах выпустить за 270 км от берега, то они окажутся полностью дезориентированными. Это очень напоминает ориентацию у полевых мышей, исследованную Бове́, а также немецкими учеными.

Фриш первым показал, что в том случае, когда солнце скрыто за облаками, пчелы могут ориентироваться по поляризованному свету голубого неба. Впоследствии оказалось, что этой способностью обладают многие беспозвоночные: ракообразные, жуки, пауки (см. обзор Фриша, Линдауэра и Домера, 1960), а совсем недавно она была обнаружена у осьминогов и различных моллюсков. Пчелы могут следить за перемещением солнца даже при плотной облачности благодаря тому, что воспринимают поляризованный солнечный свет — другие насекомые к этому не способны.

Ориентация по луне и звездам. Впервые на способность *Talitrus* ориентироваться по луне обратили внимание Парди и Папи (1953—1960). Однако в данном случае дело осложняется в связи с тем, что эти рачки могут ориентироваться как по луне, так и экстраполируя возможное положение солнца в продолжение ночи. Парди и Папи полагают, что существуют два независимых ритма ориентации. Однако при ориентации по луне изменения азимута в течение ночи учесть легче (их скорость постоянна). При ориентации по солнцу приходится учитывать быстрые и нерегулярные изменения азимута. В этом случае его также приходится экстраполировать на протяжении ночи. Кроме того, азимут солнца меняется ночью против часовой стрелки, а луны — по часовой стрелке [1]. Папи считает, что оба ритма могут быть согласованы по отношению к звездному небу. Но в состоянии ли глаз животного воспринимать звездное небо? Эйнрайт обнаружил нечто подобное у другого ракообразного, *Orchestoides canniculata*. В этом случае создается впечатление, что «лунный ритм» ориентации сменяет солнечный ритм в момент захода солнца и восхода луны. Жандер обнаружил, что рыжий лесной муравей (*Formica rufa*) ориентируется по луне. Исследованиями Зауэра и Зауэра (1955—1961) был поставлен вопрос: не ориентируются ли перелетные птицы ночью по звездам (см. стр. 372)?

Врожденное и приобретенное в этих типах ориентации. Направление движения у рачков *Talitrus* и водомерки *Velia* врожденное. По данным Парди и Папи, паука *Arctosa* за 8...10 дней можно обучить двигаться в определенном направлении. В 1960 году Хоффман показал, что способность перелетных птиц при ориентации делать поправки на движение солнца тоже врожденная. Но проблема слабых экзогенных воздействий, отвечающих за чувство времени, воздействий настолько слабых, что они ускользнули от внимания первых исследователей этого явления, все еще остается открытой. Мы будем говорить о ней ниже.

ДРУГИЕ БОЛЕЕ ИЛИ МЕНЕЕ ЗАГАДОЧНЫЕ СПОСОБЫ ОРИЕНТАЦИИ

Жаба возвращается точно к тому месту, где она откладывала икру, если даже ей приходится по дороге преодолевать пруды, в которых живут другие жабы, и если даже ее родной пруд осушен, а окрестности перекопаны. Последний факт заставляет отбросить старую гипотезу, согласно которой жабы оставляют по пути пахучие ориентиры (см. стр. 358).

[1] Автор имеет в виду отсчет азимута от точки юга к востоку и западу.— *Прим. перев.*

Различные хвостатые амфибии также возвращаются к своему исконному месту обитания. Твитти (1959) наблюдал, как им для этого приходилось преодолевать расстояние в 5 км, причем на пути находился холм высотой 300 м. Даже ослепленные или выпущенные в закрытом помещении, они продолжают двигаться в направлении к дому.

Прехт (1956—1961) совместно с Линденлаубом исследовал поведение чаек в закрытом ангаре, откуда им совершенно не было видно неба. Тем не менее чайки летели всегда в направлении к месту гнездования, находившемуся от них на расстоянии 220 км. В этом случае не приходится говорить о воздействии электрического или магнитного поля Земли. Если же перед опытом чайку подвергали вращению, то точность ориентировки у нее снижалась, хотя и не сводилась к нулю. Линденлауб наблюдал подобное явление у полевых мышей. Впрочем, Бове́ (1960) критически относится к этим данным. Он обнаружил, что мыши уже на расстоянии 600 м от гнезда ориентируются довольно слабо, а оказавшись на расстоянии нескольких километров, и вовсе теряют способность ориентироваться. В этом случае наблюдается равновероятное стремление двигаться к гнезду или в прямо противоположном направлении, причем эта тенденция меняется в зависимости от атмосферного давления, времени суток, времени года и ареала популяции. Явление это требует более тщательного изучения.

В последнее время снова заговорили о миграции угрей в связи с дискуссией между Такером (1959) и д'Анконой (1959). Первый утверждает, что европейские угри не возвращаются в Саргассово море, а гибнут в континентальных водах. Европейская же популяция угрей поддерживается благодаря постоянному пополнению американскими угрями, мигрирующими из Саргассова моря. Таким образом, американские и европейские угри — это не разные виды, а всего лишь разные формы одного и того же вида. Однако д'Анкона с этим не согласен и настаивает на наличии морфологических различий, которые нужно объяснить.

ИЗМЕНЕНИЯ ОРИЕНТАЦИИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВРЕМЕНИ СУТОК

Существуют не только ритмы активности, но и *ритмы ориентации*, вроде тех, что Гейслер наблюдал у обыкновенного жука-навозника *Geotrupes sylvaticus.* У этого насекомого были обнаружены два максимума активности: утренний и вечерний. Что касается вечернего пика, то он имеет, вероятно, фиксированный характер или же зависит исключительно от эндогенных факторов. Навозники в продолжение дня изменяют угол ориентации относительно плоскости поляризации света, источник которого находится в зените. Утром насекомое движется вправо от этой плоскости,

отклоняясь от нее в пределах от 0 до 90°, а после полудня точно так же отклоняется влево. Жуки до полудня движутся преимущественно на восток, а во второй половине дня предпочитают западное направление. Насекомые, выловленные в разных частях ФРГ, вели себя одинаково. Навозники реагируют и на искусственный поляризованный свет, но в этом случае их реакции не соответствуют суточному ритму. Проходящий через поляроид свет, очевидно, не полностью соответствует поляризованному свету неба: вероятно, какие-то составляющие в нем отсутствуют. Привлеченные запахом навоза, жуки утром обычно поворачиваются к источнику запаха через левое, а днем главным образом через правое «плечо» (Гейслер, 1961). У домовых сверчков наблюдаются значительные индивидуальные различия в ритме активности, который запускается с наступлением темноты. Имеется также целый ряд физиологических ритмов — принятия воды и пищи, ритм половой активности, но связь между всеми этими различными ритмами до сих пор не вполне ясна (Новосельски, Паттон, 1963).

Сходное поведение наблюдал Бирюков (1960) у водомерок *Velia currens*. Если поместить этих насекомых на сухую почву при ясном небе, то они будут двигаться на юг. Точно так же они ориентируются относительно искусственного источника света в помещении, куда не проникает солнечный свет. Но у водомерок, как и у навозника, угол ориентации в течение суток изменяется. Угол между направлением движения и направлением к источнику света с восхода солнца до полудня понемногу уменьшается, причем солнце остается правее насекомого; от полудня до 18 часов этот угол возрастает. Начиная с 18 часов все происходит в противоположной последовательности. Ритм движения не зависит от температуры, однако под влиянием наркоза он нарушается. У некоторых водомерок суточный ритм вообще не выявляется, а сохраняется постоянная ориентация к югу относительно источника света; есть и такие, которые перемещаются в прямо противоположном направлении, т. е. к северу. Водомерки *Velia*, как и пчелы (хотя и менее точно), могут преобразовывать угол ориентации по азимуту солнца в вертикальный угол геотропизма [1]; однако и в этом случае наблюдаются заметные индивидуальные различия. Впрочем, Херан (1962) не обнаружил у *Velia* этой способности. Принимая все меры, чтобы исключить влияние наблюдателя на направление полета насекомых, он помещал водомерок *Velia* на самую середину тщательно отполированного стола и проводил наблюдения. В отличие от Бирюкова он не обнаружил предпочтения южному направлению. В естественных условиях *Velia* предпочитает лететь по ветру.

[1] Геотропизм — стремление двигаться вверх (отрицательный) или вниз (положительный) по вертикальной плоскости.— *Прим. перев.*

У амбарного долгоносика *Calandra granaria* Бирюков (1962, 1964) обнаружил явления, аналогичные тем, какие он наблюдал у *Velia*. Это насекомое обладает отрицательным геотропизмом, интенсивность которого различна в разное время суток, достигая максимума в 4 часа дня. В равной мере подвержена колебаниям и фотонегативность долгоносика. Любопытно, что ритм этого тропизма соответствует *фазам луны*. Его минимумы отмечаются: в 6 часов в полнолуние, за 4 ч до момента последней четверти; на 22-м часу после наступления последней четверти; в 12 часов в полнолуние; за 20 ч до наступления первой четверти; на 2-м часу первой четверти; и опять в 6 часов в новолуние. Странным кажется воскрешение в биологии ставшего мифическим лунного фактора, хотя в народе в него всегда упорно верили. Но Бирюков не единственный, кто сообщает об этом. Школой Брауна были обнаружены точно такие же явления у моллюсков *Nassarius* и у планарий *Dugesia*, причем исследователям удалось исключить влияние *приливов и отливов*, а также *лунного света*. Таким образом, луна воздействовала на этих животных как небесное тело, хотя механизм этого воздействия не ясен.

ОРИЕНТАЦИЯ В ЭЛЕКТРОМАГНИТНОМ И МАГНИТНОМ ПОЛЯХ

Животные могут сами генерировать электричество и порождать электрическое поле или же используют земное поле. Первое характерно для так называемых электрических рыб (см. ниже).

Хьюзинг и Ставовый (1939) установили, что пчелы в улье реагируют на искусственное электрическое поле и могут также воспринимать изменения атмосферного потенциала, предшествующие перемене погоды; в этом случае, однако, следует учитывать и другие факторы, например изменение освещенности.

Магнитное поле служит для ориентации многим насекомым. До последнего времени об этом было мало что известно по той простой причине, что не учитывались суточные колебания земного магнетизма. Естественно, что сумма результатов, полученных в *различные часы суток*, должна была равняться нулю. Беккер (1963) обнаружил, что майские жуки и бескрылые имаго различных термитов ориентируются в направлении силовых линий магнитного поля земли. Точно так же ориентируются имаго серой мясной мухи, мясных мух *Calliphora*, зеленых падальных мух *Lucilia*, комнатной мухи и ильницы *Tubifera pendula*, которые в хорошую погоду садятся на ровную поверхность таким образом, что продольная ось тела всегда находится в направлении В — З или С — Ю. Это направление остается неизменным, независимо от положения солнца, как в природе, так и в лаборатории; правда, в последнем случае ориентация менее точна. Если магнитное поле в 100 раз сильнее, чем земное, то мухи вначале приходят в состоя-

ние возбуждения, а потом застывают в позе отдыха вдоль или поперек силовых линий. Если вращать сосуд с термитами *Bellicositermes* или *Odontotermes* в горизонтальной плоскости, то у насекомых продольная ось тела все время будет ориентирована в одном и том же направлении.

Это явление исчезает, если удается исключить влияние магнитного поля Земли, и полностью восстанавливается в поле обычного магнита. У термитов Calotermes, Cryptotermes, Rugitermes, Zootermopsis этот тип ориентации не был обнаружен.

Беккер и Спек (1964) проделали крайне любопытный опыт: они показали, что мушиные трупики, подвешенные на шелковой нитке, ориентируются в направлении силовых линий магнитного поля. Если трупики слишком сухие, то этого не происходит. Но даже и в этом случае, стоит лишь немного увлажнить их, возникает разность потенциалов между внутренностями и кутикулой и ориентация восстанавливается. Беккер сообщает о постоянной ориентации у отдыхающих домовых усачей *Hylotrupes bajulus*, тараканов *Blatta americana*, различных видов сверчков и саранчи и, наконец, у пчел, причем пчелы предпочитают садиться на цветок в направлении В — З независимо от положения солнца. Ориентация в магнитном поле была обнаружена школой Брауна у *Nassarius*, *Dugesia* и других животных. Шнейдер (1962—1964) обнаружил те же явления у обыкновенных майских жуков. Если держать их в расположенных горизонтально чашках Петри в полной темноте и по возможности в изотропных условиях, а затем воздействовать магнитным или электростатическим полем, то они сохраняют постоянную ориентацию. Поместив под стол самый обычный постоянный магнит, можно изменить направление ориентации (впрочем, такие магниты создают поле 10 Гс, т. е. в 50 раз сильнее земного).

Эффект Шнейдера. Ориентация нарушается под воздействием неизвестного силового поля, проникающего сквозь стены, стекло и клетку Фарадея. Шнейдер назвал это поле «ультраоптическим» и довольно неудачно, так как оно никак не связано со светом. Его действие проявляется следующим образом. Если поместить майского жука в магнитное или электрическое поле, направление которого остается неизменным, то насекомое ориентируется не строго по этому полю; имеются некоторые предпочтительные секторы, которые поворачиваются в зависимости от времени по часовой, а иногда против часовой стрелки, *вероятно в зависимости от фаз луны*.

Шнейдера (1963) заинтересовало, не воспринимают ли майские жуки *гравитацию*, которая складывается из земной, солнечной и лунной составляющих. Он обратил внимание на то, что майские жуки меняют ориентацию, если поместить за экран вблизи чашки с жуками гирю в 40 кг. В этом случае они поворачиваются в сторону экрана; этого не происходит, если гири нет. Если результаты Шнейдера будут подтверждены другими авторами, то правомерно будет задать вопрос, не восприятием ли изменений в гравитационном поле объясняются отклонения в ориентации, замеченные Бирюковым и Брауном.

ХИМИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ

При ориентации этого типа не происходит переноса информации в зрительную область; менотаксис [1] здесь невозможен, возможности же обучения ограниченны.

Запах особи противоположного пола воспринимается часто очень селективно, так что животное выделяет его из многочисленных других запахов, принадлежащих иногда весьма близким видам. Между тем неизвестно, происходит ли обработка обонятельного сигнала в центрах или на периферии. «Разрешающая способность» органов обоняния кажется иногда просто фантастической. Калмусу (1955) удалось выдрессировать собак таким образом, что они распознавали по запаху однояйцовых близнецов. Гальтон еще в 1875 году приводил случай со своей собакой — слепым датским догом по кличке Сильва. Эта собака всегда с особой радостью встречала одного человека; только однажды она ошиблась, приняв за него совершенно незнакомого ей человека, впервые посетившего дом,— он оказался однояйцовым близнецом первого. Память на запахи гораздо длительнее, чем на раздражители любой другой модальности.

Обыкновенно ориентация по запаху связана с реотаксисом [2] или положительным анемотаксисом [3]. Но проявляется ли реотаксис непосредственно или же ему предшествует «возбуждение» молекулами пахучего вещества чувствительных органов, по-прежнему вопрос спорный. Не исключен также тропотаксис [4], когда животное ориентируется благодаря различному возбуждению симметричных чувствительных органов, например антенн у насекомых. Во всяком случае, Мартин обнаружил «осмотропотаксис» у пчел. В Y-образном ольфактометре пчела направлялась в тот отсек, в котором находился источник запаха. Если затем антенны

---

[1] *Менотаксис* — перемещение под определенным постоянным углом к солнцу.— *Прим. ред.*

[2] *Реотаксис* — сохранение неизменной ориентации оси тела в потоке воды.— *Прим. ред.*

[3] *Анемотаксис* — сохранение неизменной ориентации оси тела в потоке воздуха.— *Прим. ред.*

[4] *Тропотаксис* — стремление ориентировать тело по отношению к источнику раздражения таким образом, чтобы симметрично расположенные рецепторы получали одинаковые раздражения.— *Прим. ред.*

перекрестить оперативным путем и зафиксировать их в таком положении, то пчела станет двигаться в противоположный отсек.

Отыскание пищи и хозяина для откладки яиц. Нам не известно, как природе удалось согласовать сроки достижения насекомым зрелости или вылупления из яйца со сроками появления корма или хозяина, на котором оно паразитирует. Например, одиночные пчелы андрены (*Andrena*) собирают нектар только с цветков ивы. Нужно, следовательно, чтобы эти пчелы вылуплялись как раз в период цветения, который, кстати, у ивы очень непродолжителен; так это и происходит на самом деле, если даже цветение из-за холодной погоды запаздывает. Точно так же насекомые рода *Sphecodogaster* летят за кормом только после захода солнца, и именно в это время цветки энотеры, на которых они кормятся, начинают выделять нектар.

Поиски хозяина паразит должен, очевидно, начинать с поисков его биотопа. Как сообщает Цвельфер, паразит *Phoeogenes nanus* ищет свою жертву только в подстилке из опавших листьев, а очень близкий вид, *Phoeogenes maculicornis*, занимающий тот же биотоп, посещает только кроны старых деревьев. *Nasonia vitripennis* и *Alysia manducator* паразитируют на мясных мухах, но *Nasonia* нападает на личинок и ее привлекает запах относительно свежего мяса, а самки ализии летят на разложившееся мясо и уже там отыскивают куколок, на которых они паразитируют. Кашеф (1959) смешал 9600 пшеничных зерен, из которых 118 были заражены личинками амбарного долгоносика *Calandra granaria. Lariophagus distinguendus* — насекомое из отряда хальцидид, паразитирующее на этом долгоносике,— из этих 118 зерен нашел 114, причем некоторые из них лежали на глубине 32 см. Очевидно, что этот паразит находил добычу по запаху. Он с такой же легкостью обнаруживал зараженные зерна и в том случае, когда личинок долгоносика обездвиживали действием углекислого газа. Известно, что паразитические насекомые способны распознавать, заражен ли уже потенциальный хозяин или нет. Фишер (1961) показал, что наездник *Horogenes chrysostictos* может не только отличить здоровую огневку (*Ephestia*) от тех, в которые уже отложены яйца особей его же вида, но распознает даже, не поражена ли она другим видом, например *Nemeritis canescens*.

Эдвардс (1955) тщательно проследил цепь последовательных реакций, приводящих у *Mormoniella vitripennis*, паразитирующих на куколках мух, к откладке яиц. Паразита привлекает прежде всего запах мяса, но лишь в том случае, если на нем уже появились мухи. Затем вступают в игру другие факторы: оказалось, что если пустые куколки заполнить гемолимфой хозяина, то яйца в них не откладываются; в то же время в коконы рыжего муравья *Lasius* или огневки, пропитанные запахом куколок, паразит охотно начинает откладывать яйца. После укола насекомое проверяет

осязательными органами яйцеклада, достаточно ли места между куколкой и личинкой, и если достаточно, то только в этом случае оно откладывает яйца.

Личинки колорадского жука после отсечения усиков и щупиков поедают растения, от которых они раньше отказывались. Оказалось, что у них имеется две группы хеморецепторов: с помощью одних они распознают растения, которых следует избегать, а с помощью других узнают съедобные растения.

«АКТИВНАЯ» ОРИЕНТАЦИЯ

В этом разделе мы сообщим о животных, которые посылают в среду сигналы и, воспринимая отраженный сигнал, получают таким образом информацию о препятствиях. Электрические угри и скаты испускают электрические импульсы, а специальные рецепторы, воспринимающие отраженный сигнал, сообщают о сопротивлении среды и наличии препятствий (Лиссман, 1959). Линдауэр пытается отнести к этой же категории очень распространенную среди млекопитающих маркировку территории пахучими выделениями различных желез. Так же ведут себя и некоторые насекомые. Шмели *Bombus lapidarius* метят выделениями челюстной железы кусты на высоте от 1 до 2 м; *Bombus lucorum* оставляют пахучие метки на вершинах деревьев (Хаас, 1949—1960; Крюгер, 1961). Именно здесь можно встретить самок шмелей, привлеченных запахом. Всем пчеловодам хорошо известны так называемые «балы пчел», когда трутни собираются в огромный мечущийся рой диаметром в несколько десятков метров. Это роение может сохраняться много лет подряд на одном и том же месте, но не известно, метят ли трутни этот участок каким-либо пахучим веществом или нет. Наконец, сборщицы нектара у безжальной пчелы мелипоны, возвращаясь в гнездо, не информируют остальных пчел о местонахождении корма и о направлении специальным танцем; вместо этого на обратном пути они оставляют секрет челюстных желез — пахучую «нить Ариадны», по которой и ориентируются их сородичи.

Больше известно об ориентации по звуку. Регистрируя токи действия в тимпанальном нерве ночных бабочек, Редер и Трит (1957—1961) обнаружили, что эти бабочки могут воспринимать на расстоянии 30 м и более звуковые сигналы летучих мышей, проносящихся на высоте 10...15 м. В ясную погоду видно, как бабочки делают резкие зигзаги, если в то время, когда они летят к источнику света, включить магнитофон с записью таких сигналов. Речь идет, вероятно, о восприятии ультразвуков, поскольку летучие мыши испускают ультразвуковые сигналы.

Самцов комаров привлекает характерное жужжание самки. Самку оливковой мухи привлекает особое потрескивание вибри-

рующих крыльев, издаваемое сборищем самцов (Ферон, 1960). Широко известны призывные и боевые песни кузнечиков (Александер).

Веслоногие рачки *Mixodiaptomus laciniatus* ориентируются по эху, отраженному от препятствий, что позволяет им не натыкаться на стенки аквариума даже в полной темноте; если стенки аквариума обить звукопоглощающим материалом, то рачки сразу начинают на них наталкиваться. Вероятно, некоторый шум, возникающий при плавании, порождает эхо, которое воспринимается очень длинными волосками на верхушке первой антенны (Шредер, 1960). Слепая рыба *Anaptichtys* колеблет при плавании воду, а органы боковой линии анализируют волну, отраженную от встречных препятствий (Пай, 1961).

Рыбы испускают звуки, иногда очень сильные и разнообразные. В момент нереста у темного горбыля (сем. Sciaenidae) звуки издает исключительно самец, чем и привлекает самку. Бредер (1959) и Моултон (1960) изучали образование групп у трех морских рыб (*Caranx*, *Anchoviella*, *Crachenotus*). Оказалось, что факторами, определяющими организацию в группу, служат вид сородича, восприятие движущегося объекта и волн от него, а также испускаемые звуки. Новику (1959) удалось установить, что ласточка *Colocalia brevirostris unicolor* при ориентации использует отраженный сигнал. Вечером, когда зрительная ориентация затрудняется, ласточки кричат гораздо чаще. Звуковой сигнал длится 5...10 с и содержит много ультразвуковых частот (в диапазоне от 40 000 до 50 000 Гц); воспринимая отраженный сигнал, ласточки избегают препятствий.

Хорошо известно, что летучие мыши используют для ориентации эхо; после опубликования в 1953 г. первой работы Гриффина этот вопрос служил предметом многочисленных дискуссий. Наибольший интерес представляет вопрос о том, каким образом животным удается выделить эхо своего собственного сигнала среди криков сородичей. Хартридж (1920) считает, что расстояние до предмета определяется по времени возвращения отраженного сигнала, направление же определяется благодаря бинауральному слуху. Гриффин (1960) выдвинул предположение, что если расстояние до объекта невелико и эхо возвращается, когда сигнал еще длится, то происходит модуляция частот, благодаря чему сигнал и эхо не перекрываются. Кстати, тот же принцип модуляции используется иногда в радиолокации. Мёрес (1953—1961) считает, что происходит модуляция по интенсивности, что позволяет ориентироваться при помощи одного уха. Наконец, Пай (1961) обсуждает четвертую возможность, когда сигнал и эхо, частично перекрываясь, порождают *биения*, прямо пропорциональные расстоянию до объекта, которые и используются для его определения. Для локализации предмета, отражающего звук, имеют значение

движения ушных раковин (у подковоносов); если перерезать ушные нервы, то способность ориентироваться резко ухудшается, но все же сохраняется (Шнейдер и Мёрес, 1961, Кан, 1961). Был поставлен эксперимент, в котором человек мог воспринимать ультразвуковое эхо, прошедшее через преобразователь, в виде колебаний звуковой частоты (3000 Гц). В этом случае легко удается определять положение препятствий, однако при этом используется система модуляции частот.

Дельфины постоянно, через каждые 15...20 с, испускают короткие ультразвуковые сигналы (частотой до 100 000 Гц). Если в воду осторожно опустить металлический стержень или дохлую рыбу, то, прежде чем дельфин подплывет к этим предметам, число импульсов возрастет до нескольких сотен в секунду. В воде расставляли в шахматном порядке в несколько рядов металлические стержни длиной 2,5 м на расстоянии 2,5 м друг от друга. Выпущенный затем в бассейн дельфин спокойно проплывал между препятствиями, не задевая их. Вуд (1959) и Норрис (1961) закрывали дельфинам глаза, но это не мешало им ориентироваться; если закрыть им уши, то дельфины также обходят препятствия. Звуковые колебания, вероятно, проникают сквозь жировой слой и мышцы. Если же дельфину надеть намордник, не позволяющий издавать сигналы, то способность ориентироваться резко ухудшается.

ОРИЕНТАЦИЯ ПО СИЛЕ ТЯЖЕСТИ

Этот вид ориентации довольно широко распространен. Жук *Bledius* может ползти, отклоняясь от вертикали всего на 0,5°. Хищный жук *Dyschirius* может ползти точно вверх по дощечке, наклоненной к горизонтальной плоскости под углом 3°; приблизительно так же могут вести себя и муравьи (Маркл, 1962). Пчела очень точно ориентируется в поле тяготения. Если постепенно наклонять восковые соты, то виляющий танец изменяется, но направление к цели указывается в тех же координатах и пчелы не прибегают к транспонированию астрономических данных. Однако для некоторых танцовщиц достаточно наклона в 5°, для того чтобы стимулировать транспонирование. Впрочем, в улье все ячейки наклонены под углом 15° к горизонтали. Шону (1959) принадлежит обзор, посвященный органам, чувствительным к действию силы тяжести, у позвоночных и ракообразных; Брукман (1962) сделал такой же обзор для насекомых. У насекомых сигналы об изменении положения различных сегментов поступают в нервную систему от особых полей чувствительных волосков, расположенных на различных участках тела. У пчел это главным образом область шеи и стебелька, а у муравьев, кроме того, антенны, брюшко и коксы.

ТАКТИЛЬНАЯ ОРИЕНТАЦИЯ

Ее роль, вероятно, очень значительна, но она мало изучена. Очевидно, насекомые пользуются этим чувством, производя «измерения» при постройке своих убежищ. Использование такого рода механизма тщательно проанализировано у личинок ручейника *Hydropsyche angustipennis*. Верхняя губа личинки прижата к двум нитям, которые нужно соединить. Из верхней части тела ручейника выходит два очень длинных волоска, раствор концов которых соответствует наибольшему размеру ячейки тенет. Наименьшему размеру ячейки соответствует расстояние от паутинных придатков до субментума (Кайзер, 1962) [1]. Именно с помощью тактильных раздражителей самка паука *Zigiella* (Либенфельд, 1956) распознает, приближается ли самец или же в паутину попала добыча. Самец колеблет сеть с частотой 10...14 Гц, а добыча колеблет ее с частотой 5,3 Гц. Действие ветра на антенны пчелы и особенно на джонстонов орган, расположенный у их основания, информирует животное о скорости и направлении воздушного потока (Херан, 1958).

Ориентация по давлению и, следовательно, по глубине встречается, по сообщению Кьютоба, у рыб. Плавательный пузырь, по-видимому, в ориентации этого типа не участвует.

[1] Субментум (submentum) — подподбородок, элемент челюстно-губного аппарата ручейника.— *Прим. ред.*

ГЛАВА II

ПРОБЛЕМЫ ИНСТИНКТА (ОЧЕРК ОСНОВНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ)

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

О ПОНЯТИИ «ИНСТИНКТ»

До сих пор остается неясным, что же такое инстинкт; дело в том, что это понятие отличается большой неопределенностью и единого мнения по этому поводу не существует. Подобно понятию «интеллект», которое тоже очень трудно определить, понятие «инстинкт» охватывает целый ряд столь разнородных функций, что возникает сомнение, стоит ли вообще рассматривать их совместно. Лет тридцать назад в подобной книге было бы уделено много внимания вопросу о том, чем отличается инстинктивное от разумного. Теперь мы понимаем, что не стоит сравнивать понятия, которые еще недостаточно четко определены. В дальнейшем мы увидим, что можно говорить о поведении животных, не прибегая к термину *инстинкт*.

Однако о проблеме инстинктивного вновь заговорили в последние несколько десятилетий после работ Конрада Лоренца. Он считает, что обнаружил механизм инстинктов в чистом виде и что этими механизмами являются «релизеры»— специальные сигналы животных, автоматически вызывающие реакции у их сородичей. В связи с этим основное внимание стали уделять врожденным составляющим поведения, тщательно отделяя их от приобретенного. Напротив, школа американских зоопсихологов приписывает первостепенное значение приобретенному, тогда как роль врожденных факторов сводит к минимуму. Впрочем, я не буду углубляться в подробности этой дискуссии, тем более что временами она принимает характер бездоказательных словопрений. Совершенно очевидно, что в поведении животных врожденное и приобретенное переплетаются сложнейшим образом; к тому же обучаться животное начинает сразу же после появления на свет. Если изолировать животное непосредственно после рождения (или даже до рождения, например с помощью кесарева сечения — у млекопитающих), то можно, пожалуй, вычленить ядро инстинктивного поведения. И действительно, подобная методика позволяет этого добиться, хотя ее применение и сопровождается часто значительным травматизмом (см. ниже).

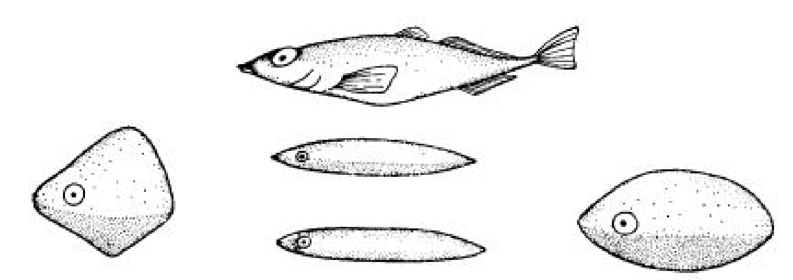
СБЛИЖЕНИЕ ПОЛОВЫХ ПАРТНЕРОВ. РЕЛИЗЕРЫ

Чтобы облегчить восприятие дальнейшего материала, изложим вкратце суть основных идей и направлений исследований, характеризующих объективистскую школу, основанную Лоренцем и Тинбергеном; эта школа за короткое время собрала массу фактов, буквально всколыхнувших всю зоопсихологию.

Лоренц и Тинберген, пионеры этологии, считали, что методы, основанные на теории тропизмов, и те, что обычно применяют в лаборатории, непродуктивны, если применять их в природных условиях. Лоренц стремился изучать животное в его естественной среде, поэтому там, где это возможно, лабораторным исследованиям он предпочитал наблюдение в лесу или в поле. Он понял, что животное реагирует не на луч света, не на изолированный звук определенного тона и не на запах химически чистого вещества, *а на объекты*. Самец колюшки, например, одевается во время брачного сезона в яркий наряд; при этом брюшко у него становится ярко-красного цвета. В это время он вступает в драку с каждым самцом своего вида, оказавшимся на его территории. Как же он воспринимает другого самца — то ли как красное пятно, то ли просто как красный цвет? Простые и изящные опыты показали, что самец реагирует *на продолговатый предмет, красный снизу* (фиг. 1). Совсем не обязательно, чтобы этот предмет в деталях воспроизводил форму рыбы; достаточно кусочка пластилина, напоминающего по форме веретено и окрашенного в красный цвет снизу, чтобы вызвать свирепое нападение.

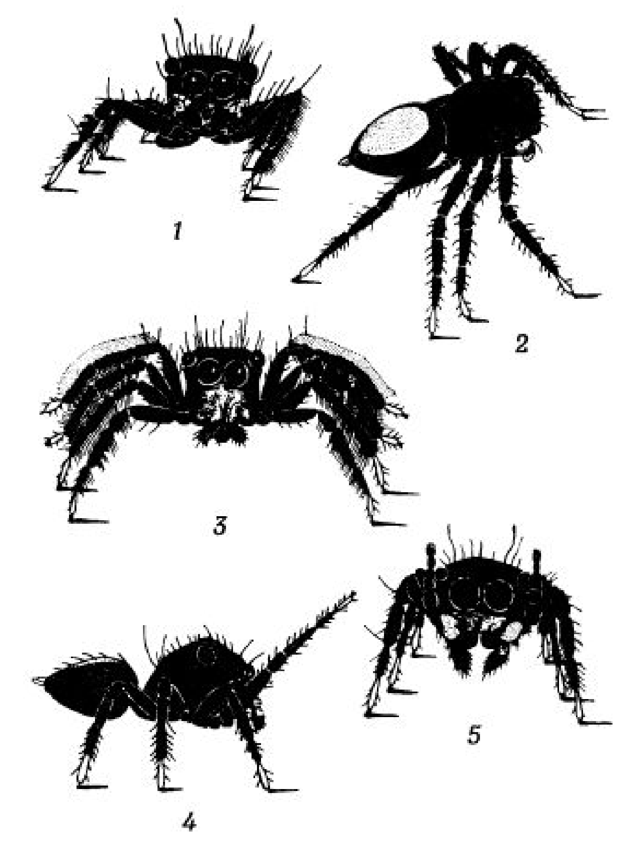
Этот продолговатый предмет, окрашенный снизу в красный цвет, по терминологии этологов, является «ключевым» раздражителем, или *релизером* (от английского release, что означает освобождать, выпускать). Как мы увидим, существует великое множество релизеров, которые в зависимости от ситуации вызывают или сближение половых партнеров, или драку. Действие такого релизера зависит от равновесия совокупности составляющих его раздражителей. Например, кусочек пластилина, лишь отдаленно напоминающий рыбу, но ярко-красный снизу, вызовет такую же реакцию, как и точная копия рыбки, брюшко которой частично окрашено в красный цвет или же целиком в розовый. Таким образом, все зависит от совокупности признаков, причем одни из них могут возмещать частичный недостаток других.

Но организм не всегда проявляет *готовность* реагировать, и потому важно оценить его способность к реакции. Для этого животному «предъявляют» уже известный релизер, играющий роль эталона. После этого нетрудно оценить способность другого релизера вызывать ту или иную реакцию у данного организма. Прием этот носит название *метода двойного сравнения*.



Фиг. 1. Различные модели колюшки.

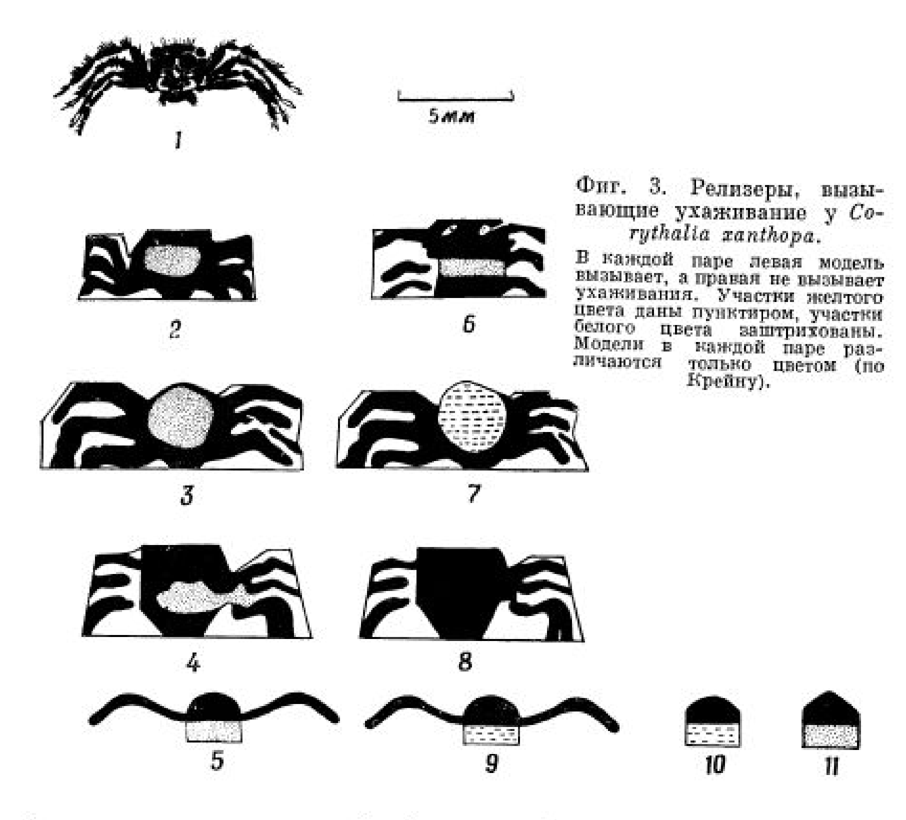
Верхняя модель колюшки с брюшком серого цвета не вызывает нападения. Остальные четыре модели, очень отдаленно напоминающие рыбу, но выкрашенные снизу в красный цвет, вызывают энергичное нападение (по Тинбергену).



Фиг. 2. Церемония ухаживания у самца *Corythalia xanthopa*.

1 — предварительное балансирование; *2* — вид сзади; *3* — поза угрозы; *4* — собственно движения ухаживания; *5* — вид спереди. Участки, окрашенные в желтый цвет, на рисунке отмечены точками (по Крейну).

Во многих случаях, и особенно при церемониях, предшествующих спариванию, животные настойчиво демонстрируют партнеру части тела или цветные пятна, характерные для данного пола (фиг. 2, 3), причем иногда это напоминает настоящий танец (фиг. 4).



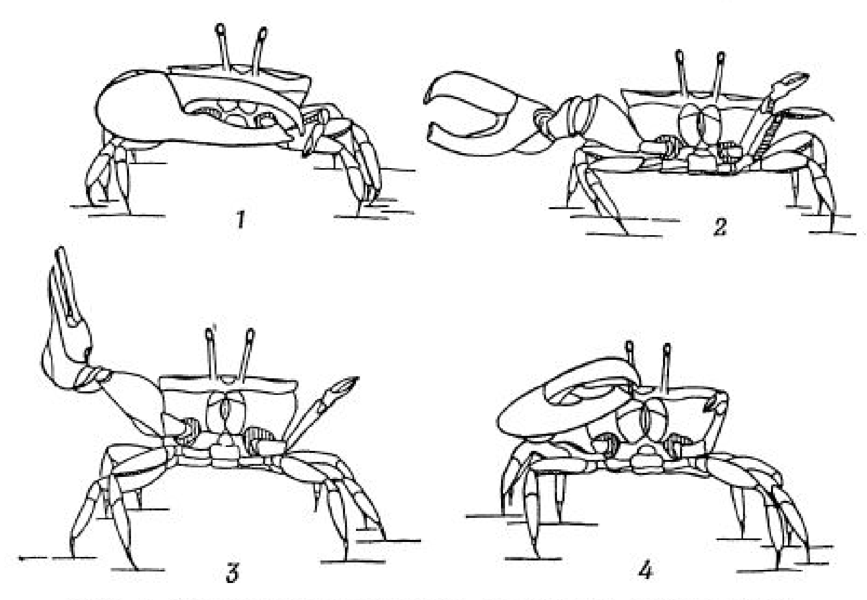
Фиг. 3. Релизеры, вызывающие ухаживание у *Corythalia xanthopa*.

В каждой паре левая модель вызывает, а правая не вызывает ухаживания. Участки желтого цвета даны пунктиром, участки белого цвета заштрихованы. Модели в каждой паре различаются только цветом (по Крейну).

Англичане назвали это display, чему более всего соответствует слово *демонстрация*. Ритуал, связанный с демонстрацией, состоит из последовательных элементов, порядок которых неизменен, хотя иногда некоторые фрагменты церемонии могут быть сильно редуцированы.

Не исключено, что исследования, проведенные недавно Макенштурмом, изменят наши представления о действии релизеров. Оказалось, что у колюшки, например, такой сигнал, как красный цвет брюшка, менее существен, чем результаты предшествующих драк и иерархический ранг особи. Впрочем, уже Лейнер обратил внимание на то, что самец колюшки, побежденный в драке и занимающий в результате этого подчиненное положение, сереет, а окраска его брюшка становится менее интенсивной; напротив,

окраска победителя становится ярче. Было показано, что «красная» колюшка из иерархических «соображений» будет чаще



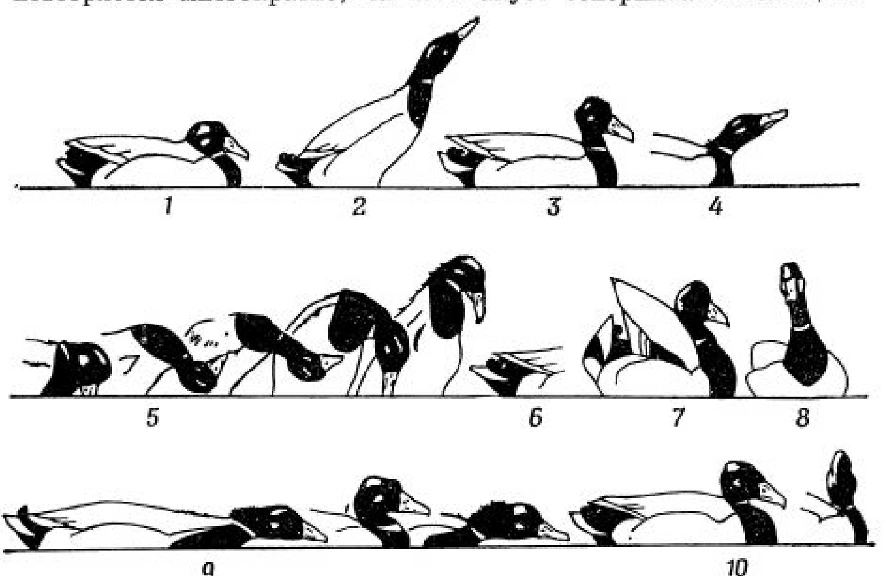
Фиг. 4. Брачный танец самца краба *Uca lactea* (*1—4*) (по Крейну).
Выставляется напоказ характерная огромная клешня.

нападать на «серую» колюшку, а не наоборот. Если результаты Макенштурма подтвердятся, то это может вызвать полный пересмотр наших представлений о релизерах.

ЭВОЛЮЦИЯ РЕЛИЗЕРОВ

Тинберген предложил при изучении поведения следовать тем путем, которым следует сравнительная анатомия, изучающая гомологичные органы. Он занялся изучением гомологичного поведения или гомологичных *фрагментов* поведения, выбрав в качестве объекта исследований *чистку оперения*, свойственную всем видам уток. Не исключено, что именно этот тип активности лежит в основе ритуала ухаживания у уток, который очень схож у таких сильно различающихся видов, как мандаринка и кряква. Вероятно, ритуал ухаживания берет начало от движений, которые были свойственны некоему общему предку и служили у него только для ухода за оперением (фиг. 5). К сожалению, в большинстве случаев не удается восстановить все звенья эволюционной цепи, приведшей от чистки оперения к ритуалу ухаживания.

Многие релизеры, выставляемые напоказ во время брачных церемоний, напоминают «незавершенные движения, служащие сами по себе для совершенно других целей» (Тинберген). Известно, что многие позы угрозы определяются *амбивалентной мотивацией*: колюшка нападает на соперника и тут же отступает, причем это повторяется многократно; чайка атакует соперника с помощью



Фиг. 5. Церемония ухаживания у селезня кряквы.

Поведение многих видов уток при ухаживании настолько схоже, что позволяет предполагать его общее происхождение. Элементы ритуала: *1* — покачивание хвостом; *2* и *3* — помахивание головой; *4* — покачивание клювом; *5* — селезень закручивает шею, одновременно поднимаясь из воды; *6* — то же, что и *1*; *7* и *8* — самец поворачивается к самке; *9* — плывет, распластавшись; *10* — завершающая фаза. У других видов уток в церемонию ухаживания входят лишь некоторые из этих элементов; церемония столь же характерна для вида, как и анатомические признаки (по Лоренцу, 1958).

крыльев и клюва и вдруг, резко отвернувшись, подставляет ему спину, и это также повторяется по нескольку раз. Отметим, что по крайней мере у колюшек такое двойственное поведение, представляющее собой как бы конфликт между нападением, с одной стороны, и отступлением — с другой, соответствует выходу к границам территории, где самец чувствует себя гораздо менее уверенно, чем посреди своего участка. В поведении чаек проявляется конфликт между стремлением напасть на соперника и бежать от него (причем это не обязательно выражение агрессии или страха). В некоторых случаях поведение при ухаживании может выглядеть как конфликт не двух, а трех мотиваций: стремления к поиску партнера, к нападению на него и к бегству.

Поведение может представлять собой *последовательность элементов, соответствующих противоположно направленным тенденциям*, как это наблюдается у нападающего самца колюшки (см. выше) или же когда самец колюшки сначала направляется к самке, а затем плывет к гнезду. Но поведение может также слагаться из *нескольких разнородных элементов одновременно*, как это характерно для «церемонии встречи» у чаек. Обе птицы вытягивают шеи, поджав стопу и приподняв ногу (исходный элемент позы атаки), но все это они проделывают, отвернувшись друг от друга (поза отсутствия интереса или бегства). Часто можно заметить некий *компромисс* между двумя противоположными движениями; например, многие цихлидовые рыбы при нападении сначала атакуют соперника, затем долго плывут с ним бок о бок, после чего снова нападают. Иногда можно наблюдать *изменение направления атаки*; животное стремится напасть на противника, но не в состоянии сделать это и вместо того бросается на другое животное или какой-нибудь предмет.

Животное в этом случае выполняет движения, не соответствующие ситуации; происходит так называемое «смещение активности». Тинберген сначала считал, что оно вызвано «*избытком* мотивации», но сейчас он придерживается гипотезы о двух системах поведения. Возбуждаемые одновременно, они взаимно подавляют друг друга, что растормаживает систему поведения, совершенно не связанную с двумя предыдущими. Как полагают Спурвей и Холдейн, эти движения могли бы служить тем исходным материалом, на основе которого развивались релизеры.

Как бы то ни было, движения эти в процессе ритуализации, которая и превращает их в релизеры, претерпели *сильные изменения*. В основном эти изменения шли в направлении *усиления*, например в ритуалах у птиц. Иногда те или иные составляющие в этой последовательности движений редуцировались настолько, что стали почти незаметны. Очень часто движения многократно *повторяются*, иногда в продолжение длительного времени; может измениться и их *скорость*, но это относится только к фрагментам движений, что и продемонстрировал Крейн (1957), анализируя движения, которые манящий краб *Uca* проделывает своей огромной клешней (фиг. 4).

Все эти изменения, как считает Тинберген, направлены на то, чтобы сигнал стал более заметным и легче распознавался. Границы биологической целесообразности достигаются тогда, когда сигнал гипертрофируется настолько, что начинает привлекать внимание хищников. Обычно сигналы атаки и дружеского сближения резко различаются, не позволяя возникнуть путанице. Они сильно различаются также у разных видов, хотя в отдельных поведенческих актах может наблюдаться большое сходство (так, многие птицы, гнездящиеся на земле, «волочат крыло» перед преследователем).

Главной концепцией, лежащей в основе теорий объективистов, служит представление об организме как о «горячем коне», стремящемся растратить запас своей энергии, но для этого ему нужно преодолеть различные внутренние барьеры, которые исчезают при действии вполне определенных раздражителей. Если это произойдет слишком поздно, то избыток энергии может разрядиться в «холостой активности»[1]. Концепция эта резко отличается от представлений последователей Леба, а также многих рефлексологов, для которых организм всего лишь «ленивый осел», реагирующий только на «палочные удары» раздражителей и сразу же перестающий действовать, если их прекратить. Но организм отнюдь не инертная масса, пассивно ожидающая возбуждения извне, напротив, он сам его активно ищет: это и есть так называемая *исследовательская активность*. Лучше всего дает о ней представление поведение охотничьей собаки, продолжающей поиски, даже если она совершенно сыта. Вопрос этот настолько важен, что ему будет посвящена специальная глава.

ОБЩЕСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ В ПЕРИОД РАЗМНОЖЕНИЯ

У таких высших животных, как птицы, размножению часто предшествует возвращение к привычным местам гнездования. Эти перелеты вызываются активацией гипофиза, связанной с увеличением светового дня; в свою очередь гормоны гипофиза вызывают активацию половых желез. Затем самец начинает ухаживать за самкой; если самка еще не готова к спариванию, то ухаживание ускоряет созревание половых желез. Это можно доказать, наблюдая, например, за поведением самцов и самок голубей или других птиц, изолированных в клетках. Когда самки находятся рядом

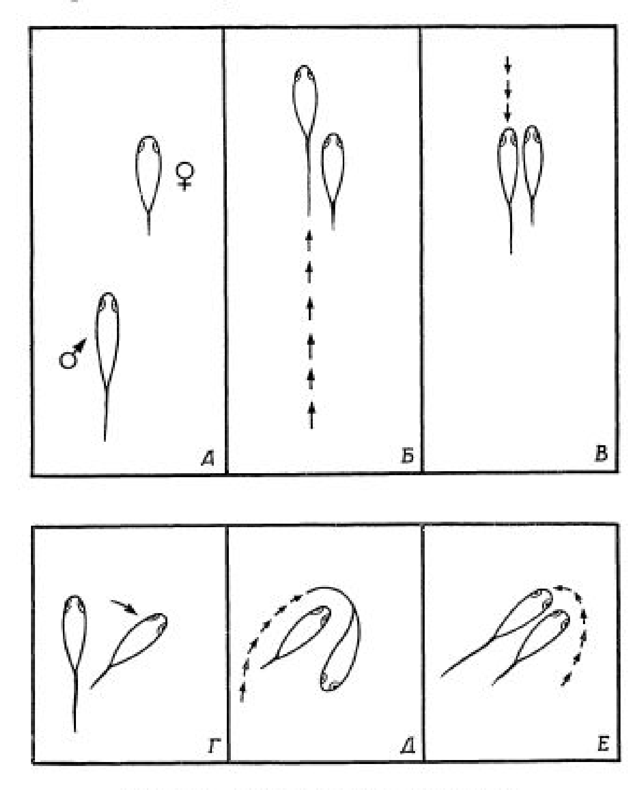
[1] Концепция, о которой говорит здесь автор, сейчас оставлена этологами. Суть ее заключается в том, что «нервная энергия» накапливается в нервных центрах. Ее отток к мышцам возможен при устранении блоков, задерживающих этот отток. Эти блоки устраняются при действии специфических врожденных освобождающих механизмов (IRM). Внешние раздражители, вызывающие инстинктивное поведение, действуют не по рефлекторному принципу (хотя рефлекторные ответы могут быть вовлечены в этот процесс), но лишь устраняют блоки, препятствующие дренажу нервных импульсов. Для того чтобы был снят блок, необходимо, чтобы внешний раздражитель подходил к нему, как «ключ к замку». Если нервной энергии накоплено слишком много, а блоки не устраняются, то может произойти прорыв дренажа нервной энергии. В этом случае в отсутствие специфического раздражителя может осуществиться определенная инстинктивная реакция (реакция вхолостую). Эти взгляды этологов близки к «дренажной теории возбуждения», развитой в 1914 году Мак-Дуглом и не оказавшей никакого влияния на развитие физиологии.

Сравнение взглядов этологов и физиологов на деятельность нервной системы, о котором говорит Шовен, принадлежит Хольсту (1937).— *Прим. ред.*

с самцами, даже если они при этом лишены возможности спариваться, они быстрее становятся способными к размножению, чем полностью изолированные самки.

БРАЧНЫЕ ЦЕРЕМОНИИ У КОЛЮШКИ

До периода размножения колюшки живут стайкой, но с его наступлением самцы уединяются и приступают к поискам территории. В это время глаза у них становятся синими и блестящими,



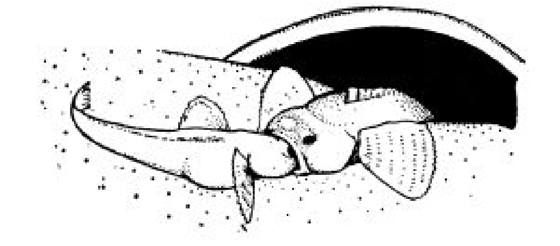
Фиг. 6. Брачный танец *Xiphophorus*.

Самца можно отличить по длинному хвосту (по Моррису, 1956). *А* — *Е* — разные элементы танца.

спинка из бурой превращается в зеленоватую, а брюшко краснеет. Как только другая рыба, в особенности самец того же вида, проникает на его территорию, хозяин сразу же на него нападает. Впрочем, драки возникают редко, и уместнее здесь говорить об угрозах. «Угрожающая поза» весьма характерна: колючки

спинного плавника поднимаются, рот раскрывается, как бы затем, чтобы укусить, тело повернуто головой книзу в вертикальном положении. При этом самец совершает броски, словно хочет зарыться в песок. Иногда поднимаются также колючки брюшного плавника. Обычно чужак не упорствует в своих намерениях и уплывает.

Затем самец начинает строить гнездо. Когда оно готово, брачный наряд становится еще ярче и контрастнее, и самец принимается активно плавать по своей территории. В то же время самка, которая не принимала никакого участия в постройке гнезда, приобретает ярко-серебристый оттенок, и ее брюшко раздувается



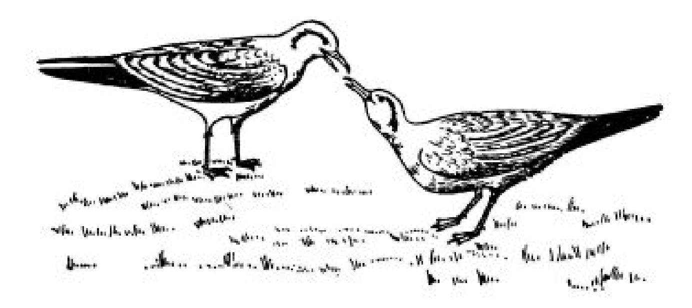
Фиг. 7. Ухаживание у бычков.
Самка позволяет самцу втянуть себя за голову в гнездо (по Моррису).

от заполняющей его зрелой икры. Самки держатся стайками и часто проплывают мимо территории самцов. Если самец готов к спариванию, он исполняет своеобразный танец, который легче изобразить, чем описать. Самец по многу раз описывает незамкнутые петли, то удаляясь, то неожиданно приближаясь к самке. Рот его при этом широко раскрыт. Большинство самок кажутся напуганными и уплывают, но самка с раздутым брюшком не столь робка: она поворачивается к самцу, принимая вертикальное положение головой вверх. Самец кружится вокруг нее, а затем плывет вместе с ней к гнезду. Он просовывает голову в гнездо, как бы указывая его самке, которая в конце концов оказывается внутри; при этом голова ее торчит с одной стороны гнезда, а хвост — с другой. Тогда самец начинает лихорадочно тереться головой об основание ее хвоста; через мгновение самка поднимает хвост и начинает метать икру, а затем уплывает. В свою очередь в гнезде оказывается самец и оплодотворяет икринки. Затем он изгоняет самку со своей территории, поправляет гнездо и с этого времени вплоть до выхода мальков несет на себе все заботы о потомстве.

«Предъявление» релизеров. Я уже говорил, что настоящие драки между животными одного вида происходят очень редко. Скорее можно говорить о попытках устрашения, чего бывает обычно вполне достаточно, чтобы соперник удалился. Эти попытки принимают вид особого ритуала, в котором противнику всегда подчеркнуто демонстрируются особенно заметные цветные пятна или же характерные части тела. Самец колюшки принимает вертикальное положение головой вниз, так что противнику становится видно его красное брюшко. Ящерица *Scoloporus* приподнимается в таких случаях на передние лапы, демонстрируя голубую грудку и голубое брюшко; рыбы *Hemichromis* и *Cichlasoma* раздувают определенные части головы, так что становятся видны украшающие их черные точки на желтом фоне; зарянка поднимает голову, распушив на грудке красные перышки, и т. д. Таких примеров можно привести множество. Звуки (песни угрозы) или даже запахи (пахучие отметины) также служат для предостережения соперников.

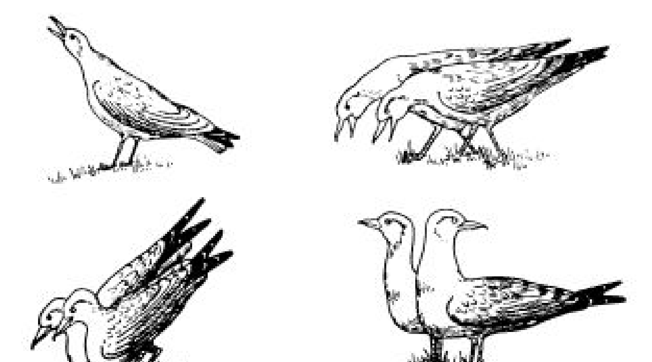
СЕРЕБРИСТАЯ ЧАЙКА

Зимой и осенью серебристые чайки (*Larus argentatus*) живут группами, а весной понемногу начинают отдаляться от сородичей, чтобы начать гнездиться на дюнах. В это время стая разбивается на пары, хотя всегда остается сборище птиц, еще не нашедших



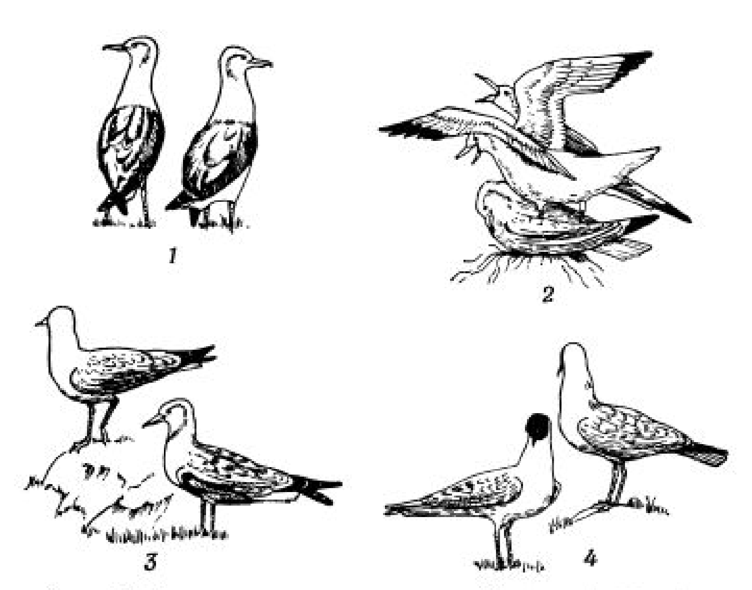
Фиг. 8. Самка чайки (справа) «выпрашивает» у самца корм, принимая особую позу, напоминающую позу птенца (по Тинбергену).

себе партнера. Из них в дальнейшем постепенно продолжают выделяться новые семейные пары. У чаек инициатива принадлежит самке. Она приближается к самцу в особой позе, вытянув шею и подогнув лапы, и в таком положении медленно ходит вокруг своего избранника. Самец на это может отреагировать двояко: либо он накидывается на других самцов, либо, издав долгий призывный крик, следует за самкой. В последнем случае самка начинает выпрашивать у него корм, смешно потряхивая головой, а он, отрыгнув, дает ей немного пищи. Затем супруги отыскивают территорию, где вдвоем строят свое гнездо. Спариваются они дважды в день после специальной церемонии. Тот или другой из супругов потряхивает головой, как бы выпрашивая корм, потом самец вытягивает шею, подпрыгивает и делает садки.



Фиг. 9. Ритуал ухаживания у чаек.

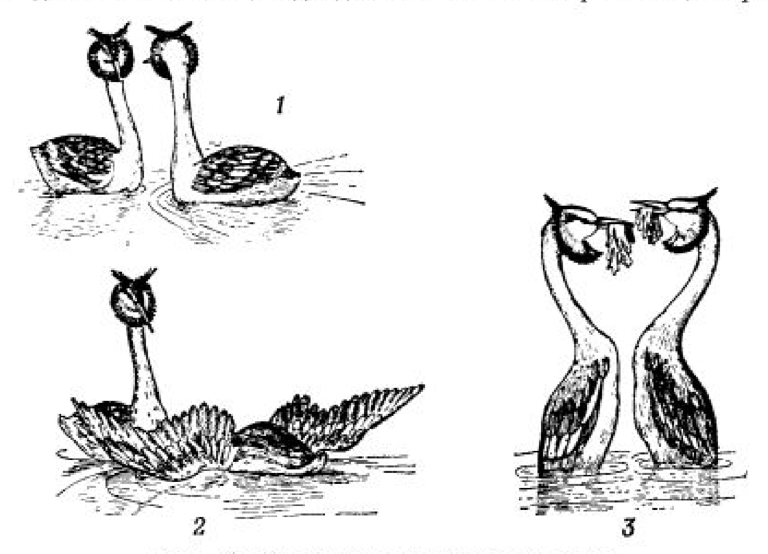
«Диагональная» поза самца (вверху слева) представляет собой элемент ритуала атаки и выражает состояние агрессии: эта поза привлекает самок, но отпугивает самцов. То же самое относится к пению дуэтом (вверху справа); эта поза также служит элементом ритуала нападения или по меньшей мере конфликтной ситуации (правда, самцы в таких случаях стоят «лицом к лицу»). Поза, изображенная слева внизу, также напоминает один из элементов агрессивного поведения, но значительно измененный (здесь партнеры стоят бок о бок, а не «лицом к лицу», как при агрессивной реакции). Наконец, самец и самка отворачиваются друг от друга (внизу справа); эта поза мотивирована одновременно страхом и агрессивностью. Во всех этих позах преобладает мотивация агрессии, но агрессивные движения изменены таким образом, что правильно воспринимаются половым партнером как ухаживание (по Тинбергену, 1959).



Фиг. 10. Стереотипные движения при брачных ритуалах.

Поза «взаимное отворачивание» у четырех видов морских птиц: *1* — клуша (*Larus fuscus*); *2* — обыкновенная моевка (*Rissa tridactyla*); *3* — сизая чайка (*L. canus*); *4* — обыкновенная чайка (*L. ridibundus*) (по Тинбергену).

Драки между самцами могут возникнуть в любой момент, но после того как гнездо построено, самец менее чем когда-либо склонен терпеть непрошеных гостей. Впрочем, и в этом случае, как и у колюшек, настоящие драки случаются редко. Обычно дело ограничивается угрозами. Сначала самец вытягивает шею, опускает клюв и изредка взмахивает крыльями. Затем он с весьма решительным видом приближается к противнику. Если и этого окажется недостаточно, то он, подойдя еще ближе к неприятелю, свирепо



Фиг. 11. Церемония ухаживания у чомги.

1 — самец и самка стоят «лицом к лицу», распушив перья на голове и покачиваясь из стороны в сторону; *2* — самец, глубоко окуная несколько раз подряд голову, приближается к самке; *3* — ритуальный обмен водяными растениями (по Хаксли, 1914).

ударяет клювом в землю и, вырвав пучок травы, отбрасывает его в сторону. В большинстве случаев этого оказывается вполне достаточно для того, чтобы противник удалился.

Чайки никогда не оставляют своих яиц и насиживают их по очереди. В перерыве же каждый из супругов может улетать за несколько километров от своего гнезда. Возвращаясь, чайка издает несколько особых криков, означающих, что она готова занять свое место; тогда второй супруг уступает место, которое тотчас же занимается вновь прибывшим.

БАБОЧКА *EUMENIS SEMELE*

Эти бабочки появляются в июле и держатся стайками по пять, десять и более особей в каждой. Когда наступает брачный период, самец неподвижно сидит на земле или на коре дерева и преследует

всех бабочек, пролетающих поблизости. Если это самка, то она реагирует на преследование самца, опускаясь на землю, а самец садится вслед за ней и становится прямо против нее «лицом к лицу». Если бабочка не реагирует на это отрицательно (т. е. не хлопает крыльями, что означает отсутствие готовности к спариванию — в этом случае самец улетает), то самец приступает собственно к ухаживанию. Прежде всего он несколько секунд очень быстро хлопает крыльями, затем, сложив их таким образом, что становятся видны красивые глазки на их нижней поверхности, начинает ритмически приоткрывать и закрывать их, поводя антеннами. Это продолжается несколько секунд или минуту, после чего передние крылья открываются и наклоняются вперед; когда между ними очутятся антенны самки, они закрываются. Все это проделывается очень быстро и занимает не более секунды. Наконец, самец снова складывает крылья, обходит самку и спаривается с ней.

МЕХАНИЗМ ОБЩЕСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЙ ДО И ВО ВРЕМЯ СПАРИВАНИЯ; СИНХРОНИЗАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ

Очевидно, что самец и самка должны быть готовы к размножению в одно и то же время. Под действием гормонов, секреция которых зависит от времени года и особенно от длины светового дня, у самки наступает состояние эструса. Но окончательная «пригонка» происходит, когда самец и самка оказываются вместе. Так, половое созревание самки ускоряет одно только присутствие самца, если даже он заключен в клетку.

У самцов голубей, содержащихся в изоляции, не происходит секреции «зобного молочка»; для этого нужно присутствие другого самца или самки; достаточно даже собственного отражения в зеркале (см. ниже).

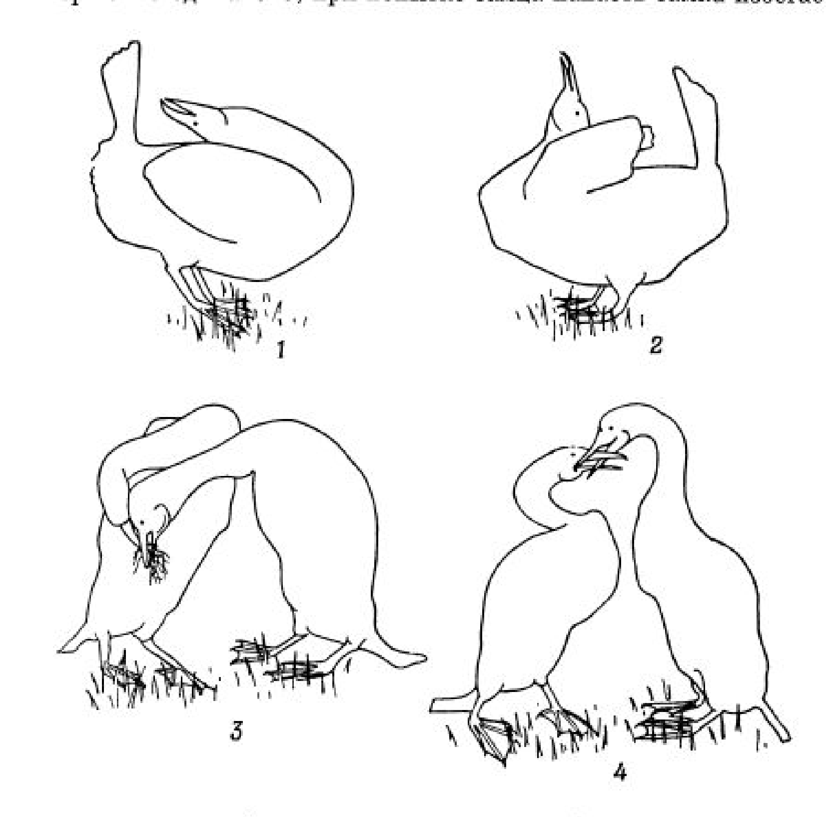
Было показано, что у колюшек в период спаривания *каждая реакция самца вызывает соответствующую реакцию самки*, и наоборот. Так, зигзагообразный танец самца заставляет самку приблизиться к нему; это в свою очередь вынуждает самца плыть к гнезду; вид самца, плывущего к гнезду, вызывает у самки готовность следовать за ним и т. д.

РИТУАЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ «УБЕЖДЕНИЯ» И «УМИРОТВОРЕНИЯ»

С одной стороны, самцы весьма склонны к дракам, с другой — самки не выносят прикосновений не только экспериментатора, но даже других особей своего вида, и такая «стыдливость» отмечается в большей или меньшей степени у всех животных, в том числе у некоторых домашних. Все это могло бы вызывать взаимное недоверие и препятствовало бы сближению брачных партнеров,

если бы тот или другой из них не проявлял своеобразной дипломатии.

Прежде всего самца удерживает от нападения на самку различие в оперении. В тех же случаях, когда оперение у обоих полов совершенно одинаково, при попытке самца напасть самка избегает

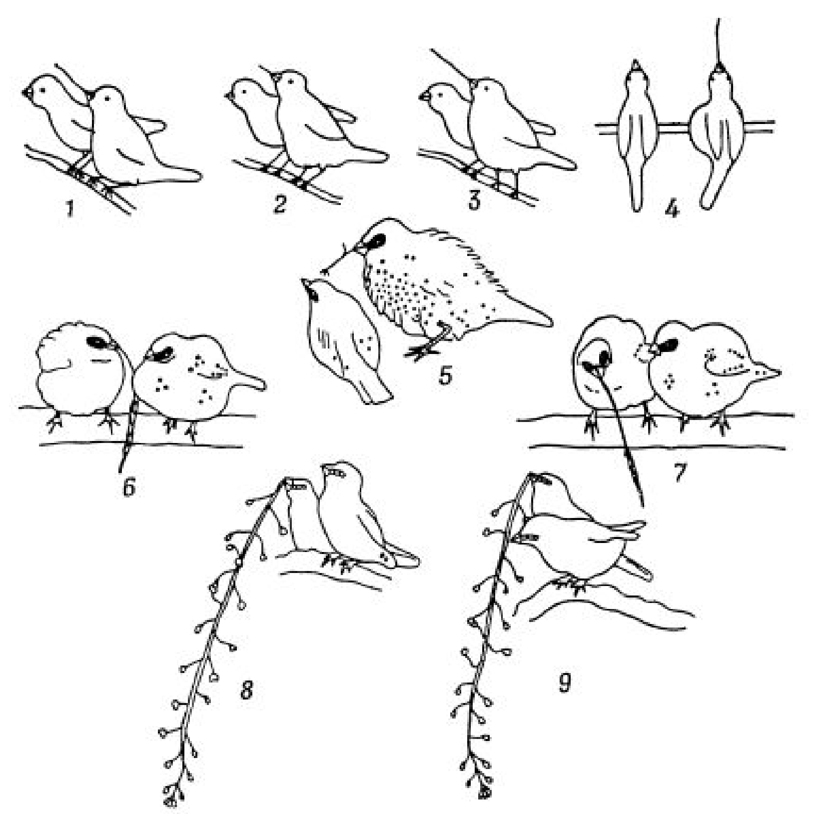


Фиг. 12. Церемония ухаживания у бакланов.

1 — самка привлекает самца, приняв необычную «искривленную» позу; *2* — самец реагирует на это почти аналогичной позой; *3* — после спаривания самец подносит самке пучок веточек для строительства гнезда; *4* — взаимное захватывание клювов (по Армстронгу, 1947).

реагировать «по-мужски»; она принимает «женскую» позу, которая часто напоминает позу птенца, выпрашивающего корм. Предварительное умиротворение очень существенно для пауков, у которых самец обычно значительно мельче самки и при ухаживании рискует оказаться съеденным. У некоторых видов самец при ухаживании подносит самке добычу.

«Умиротворение» иногда принимает очень своеобразные формы. Например, у тараканов самец поднимает надкрылья, обнажая находящиеся у их основания железы. Это привлекает самок, слизывающих выступающий секрет, что способствует спариванию. У некоторых кузнечиков самец вытягивает лапки, усеянные длинными шипиками; приближается самка и обламывает их кончики,



Фиг. 13. Церемония вручения соломинки или веточки у птиц подсемейства Estrildinae (обитают в Африке и на побережье Тихого океана).

1 — 4 — подношение у *Estrilda*, *Lagonosticla* и *Enodia*. Следует отметить различия в положении лапок в позах *1—3*; *5—7* — подношение у *Amandava* (*5* — самец с взъерошенными перьями подносит веточку самке, а *6* и *7* — самка подносит веточку самцу); *8*, *9* — такая же церемония у *Lagonosticla*: и самец, и самка подносят друг другу веточку, причем партнер, принимающий подношение, низко кланяется (по Кункелю).

из-под которых выступают капли привлекающего ее секрета; это и помогает самцу достичь цели.

Символическое умиротворение. Ритуальная активность, о которой мы сейчас будем говорить,— одно из самых причудливых

явлений в мире животных. Когда, например, самец крачки (морская птица) хочет сочетаться браком, он начинает с того, что ловит рыбу, которую подносит затем своей избраннице. Во время спаривания самка держит рыбу в клюве, но *не проглатывает* ее (см. также фиг. 11—13). У толкунчиков *Empis* (мелкие хищные двукрылые) самец подносит своей самке перед копуляцией добычу, заключенную в шелковый шарик, и самка во время спаривания, не съедая, вертит его в лапках. У других близких видов самец преподносит самке такой же шарик, но пустой.

ОБНАРУЖЕНИЕ БРАЧНОГО ПАРТНЕРА

Способы обнаружения брачного партнера просто неисчислимы. Среди них прежде всего следует сказать о пении, отличающемся наибольшим разнообразием. Лучше всего оно было изучено у кузнечиков, органы слуха у которых хорошо развиты, но расположены, на наш взгляд, в неожиданных местах: на первом сегменте брюшка у саранчи, на голенях передних ножек у кузнечика. Обычно, хотя и не всегда, песни поет самец. Песни эти довольно разнообразны, и среди них можно выделить «песню соперничества», служащую вызовом другим самцам, и «любовную песню», исполняемую для привлечения самок, которые легко отличают ее от других песен. Она помогает самке обнаружить самца в густой траве. В эксперименте, поставленном в начале века, Регену удалось даже привлечь самок к громкоговорителю, через который транслировали запись любовной песни самца. У птиц особенно интенсивно поют самцы, еще не подобравшие себе пару; пение прекращается, когда самка найдена. Но в репертуаре птиц, как и у саранчовых, имеется множество других криков и песен — сигналы предупреждения, угрозы и т. д.

Для привлечения брачного партнера насекомые часто используют запахи. У крупных ночных бабочек из сем. бражников (Sphingidae) самки привлекают самцов с помощью секрета пахучей железы. Не самка привлекает самцов, а именно эти железы, и самцы даже пытаются спариваться с ними, если их удалить и поместить на стеклянную пластинку. Случай этот достаточно загадочный: Мелл обнаружил, что самка может привлечь самца на расстоянии 11 км. Расчеты показали, что рассредоточение пахучей субстанции в таком случае должно быть поистине фантастическим (приходится говорить об одной молекуле на 1 $м^3$), что теоретически вообще исключает возможность какой-либо направленной ориентации. Тем не менее факт остается фактом: самцы успешно обнаруживают самок именно благодаря этим пахучим железам. В последнее время некоторые авторы предполагают, что самцы воспринимают не запах, а инфракрасное излучение, испускаемое колеблющейся молекулой.

УЗНАВАНИЕ БРАЧНОГО ПАРТНЕРА

Многие птицы распознают своих детенышей или супруга с первого взгляда, тогда как даже опытному наблюдателю все они кажутся «на одно лицо». Даже если он будет длительное время ежедневно наблюдать за одним и тем же птичьим семейством, то и тогда каждую птицу индивидуально он будет узнавать с гораздо большим трудом, чем сами птицы. Раздражители, на которых основано распознавание, должны быть, по мнению Тинбергена, значительно слабее раздражителей-релизеров, вызывающих инстинктивное поведение. И тем не менее нам о них коечто известно. Например, крачки и чайки распознают сородичей по голосу и по общему виду. В колонии крачек часть птиц с громкими криками вьется в воздухе, перелетая с места на место; другие спокойно сидят на гнезде, насиживая яйца и не обращая никакого внимания на царящую вокруг суматоху. Однако на крик партнера, даже если он раздается издалека и заглушен общим шумом, они реагируют сразу же. Зарянки, *Eritacus rubecula*, распознают самца на расстоянии более 30 м, даже если он скрыт за деревьями или кустами. Некоторые птицы, например шилохвость (*Anas acuta*), могут узнавать партнеров за 300 м.

Тинберген заметил, что чайки весьма точно узнают *молчащих партнеров* на расстоянии 20...30 м; можно даже предположить, что распознавание происходит по «выражению лица», как у человека. И в самом деле, Хейнроту приходилось наблюдать, что птица не узнает своего супруга, если не видит его головы. В Берлинском зоопарке он видел, как самец лебедя напал на свою подругу, погрузившую голову в воду; но как только самка подняла голову, нападение тут же прекратилось. Точно такое же поведение Лоренц наблюдал у серых гусей. Нобль (1936) прикреплял самке дятла *Colaptes* усы, характерные для самцов, после чего супруг переставал узнавать ее и свирепо преследовал. Даже у цыплят вид передней части головы существен для распознавания. Если у некоторых видов крачек окрасить перья на грудке в непривычный цвет, то это может отрицательно отразиться на распознавании, у голубей же подобная операция вызовет лишь небольшое волнение. У голубей имеется довольно развитый ритуал узнавания с поклонами, поворотами и т. д., и малейшее изменение в нем вызывает у супругов сильное беспокойство. Лоренц наблюдал в зоопарке Шёнбруннен (Вена) пару аистов — черного самца *Ciconia nigra* и белую самку *Ciconia ciconia*. Церемония приветствия у этих двух видов различна: белые аисты щелкают клювом, а черные изгибают шею и особым образом щебечут. Несмотря на то что пара не разлучалась несколько лет, при встрече они всегда испытывали явное замешательство.

РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ПОЛОВОГО ИНСТИНКТА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

На этот счет известно немногое. Мы, например, знаем, что самцы крыс, содержавшиеся в полной изоляции до наступления половой зрелости, если их поместить вместе с самками, не готовыми к спариванию, самками в стадии эструса и с морскими свинками, редко ошибаются в выборе. В этом отношении крысы резко отличаются от других млекопитающих, например тех же морских свинок, у которых изоляция приводит к серьезным нарушениям полового поведения. То же самое справедливо для собак и для шимпанзе; у них изоляция влияет не столько на возникновение половой реакции, сколько на координированность в выполнении полового акта. В этом отношении крысы больше похожи на птиц и рептилий, чем на млекопитающих.

Релизеры полового поведения у млекопитающих. Спаривание у крыс не представляет для исследователя особого интереса; самцов привлекает, вероятно, запах самок, хотя самки привлекают и самцов, лишенных обоняния. Бич полагает, что в последнем случае основная роль принадлежит зрению, а также кожной чувствительности головы и лап. Было поставлено всего несколько экспериментов, в которых крыс лишали двух из этих трех органов чувств, например осязания и зрения. Если такой самец не обладал соответствующим опытом, то спариваться ему не удавалось; если же он спаривался до операции, то в этом случае приближался к самке, руководствуясь, очевидно, указаниями оставшихся органов чувств. Наконец, самцы, лишенные одновременно всех трех органов чувств, не спаривались вовсе.

У быка копуляцию можно вызвать очень простыми раздражителями, такими, например, как железная труба, изогнутая в виде перевернутого латинского U, что очень отдаленно напоминает задние ноги коровы. Степень полового возбуждения измеряют по частоте эйякуляций и количеству спермы, собранной в искусственное влагалище. Было установлено, что изменение обстановки или замена самки (если используется корова) заставляет недавно спаривавшегося быка эйякулировать снова. Впрочем, ему не обязательно видеть корову, поскольку оказалось, что и ослепленный бык спаривается, стоит ему коснуться грудью ее крупа. В стаде бык в первую очередь изолирует приглянувшуюся ему корову за несколько дней до наступления высшей точки эструса; он держится около нее, не позволяя ей смешиваться со стадом. Было обнаружено, что быки предпочитают коров определенных пород. Половое возбуждение и количество эйякулируемой спермы в большой мере зависят от того, насколько бык привык к месту и к оператору.

В половом поведении коров нет ничего любопытного, за исключением очень характерного предрасположения к «нимфомании». Корова с подобными отклонениями ведет себя как бык, ревет, стремится спариться с другими коровами, но сама таким попыткам противится. Более того, по внешнему виду и по голосу она впоследствии все более и более начинает походить на быка. Есть породы, у которых «нимфомания» весьма сильно распространена, причем у коров молочных пород она встречается чаще, чем у мясных. У таких коров довольно часто обнаруживают кисту яичников.

В общем брачные ритуалы млекопитающих выглядят удивительно бедно в сравнении с поразительным их разнообразием у птиц и даже у рыб.

ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОВУЛЯЦИЮ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ, СВЯЗАННЫХ С ПРЕДКОПУЛЯЦИОННЫМ РИТУАЛОМ

Сближение с половым партнером или даже некоторые особенности окружающей среды стимулируют многочисленные нейрогуморальные механизмы. Например, у *амфибий* откладка яиц не происходит спонтанно; нужно, чтобы самец предварительно обхватил самку сзади. Оказалось, что самца можно заменить самой обычной резинкой, стягивающей бока самки (Нобль и Аронсон, 1942). Самки, только что отметавшие икру, или самки, не содержащие ее вовсе, приходят в состояние готовности к икрометанию, если их обхватит очень активный самец. Следовательно, в этом случае важнейшая роль принадлежит *тактильным раздражителям*.

Различные авторы почти единогласно утверждают, что смысл предкопуляционных ритуалов *у птиц* заключается в общей стимуляции механизма спаривания.

Известно, что у крольчихи овуляция наступает только после спаривания. У некоторых же самок овуляция может наступить после того, как они, подобно самцам, пытаются делать садки на других самок, но вообще овуляция наступает только после возбуждения области влагалища. Волна возбуждения распространяется из этой области и достигает передней доли гипофиза. О механизмах этого процесса известно очень мало; несомненно лишь то, что здесь участвуют нейронные цепи. Во всяком случае, в гипофизе кролика после копуляции можно обнаружить физиологические и гистологические изменения, которые служат явным признаком возбуждения. Почти такая же картина наблюдается у кошки и у самки барсука, причем у последней овуляция наступает только после 20 спариваний.

Однако такое поведение — отнюдь не общее правило. У других млекопитающих овуляция наступает спонтанно и регулярно.

Но и тут нельзя утверждать, что копуляция никак не влияет на механизмы, связанные с созреванием яиц. У крыс, например, овуляция наступает спонтанно и при этом в яичнике образуется несколько желтых тел; но если спаривания не происходит, то желтые тела не функционируют и не секретируют прогестерона.

У норок присутствие и прикосновения самца в такой степени ускоряют половое созревание самок, что звероводы, занимающиеся разведением норок, обычно специально подсаживают к молодой самке активного самца. По-видимому, для полового созревания бывает достаточно одного лишь присутствия самца (как сообщает, например, Синьоре́ о свиньях). У самок, содержащихся в изоляции от других норок (самцов или самок), в яичниках меньше фолликулов и они значительно мельче.

РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

ЗАБОТА О МОЛОДИ У РЫБ

Распознавание мальков родителями. Цихлидовые рыбы пожирают рыб близких видов величиной с их собственных мальков, но каким-то неизвестным образом распознают свое потомство. Нобль подменил икру молодой пары, выводившей свой первый приплод, подложив им икру другого вида. Мальки вылупились и приемные родители их благополучно вырастили, но если теперь они встречали мальков своего же вида, то тотчас же их пожирали. Такое аномальное поведение прочно закрепилось: способность выращивать собственное потомство была полностью утрачена, так как родители пожирали мальков, как только они появлялись на свет. Следовательно, в некоторых случаях в памяти родителей происходит неизгладимое *запечатление* характерных признаков мальков. Остается сожалеть, что этот эксперимент Нобля не был повторен на других видах рыб.

Распознавание родителей мальками. Мальки цихлидовых рыб ищут того из родителей, который их охраняет, и повсюду следуют за ним, даже если они отделены от него стеклянной перегородкой. Однако неподвижная рыба их не привлекает, а если она, напротив, плывет очень быстро, то мальки бросаются от нее врассыпную. За медленно движущейся рыбой они следуют повсюду, поскольку сторож-родитель всегда плывет медленно (другие рыбы плывут гораздо быстрее). Итак, в этом случае основную роль играет скорость движения, а не форма или детали расцветки предмета. Мальки поплывут и за диском, причем будут держаться тем дальше от него, чем больше его диаметр. Они всегда стремятся видеть модель под одним и тем же углом.

Как мальки распознают друг друга. Мальки жмутся друг к другу и стремятся собраться в стайку. Если в середину такой

стайки поместить стеклянный сосуд и посадить туда других мальков, то вся стайка соберется вокруг этого сосуда и тем быстрее, чем больше мальков в нем находится. В первое время мальки цихлидовых рыб преследуют даже искусственный «косяк» из капель воска, нанизанных на проволоку; цвет восковых капель при этом безразличен. Даже для мальков *Hemichromis* он не имеет значения, хотя они распознают своих родителей по красным пятнам на теле.

РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ У ПТИЦ

Откладка яиц. Она вызывается каким-то активным началом задней доли гипофиза, поскольку инъекция препарата этой железы за 20 ч до начала кладки заставляет птиц немедленно начать откладывать яйца (гл. IV, Гормоны и поведение, стр. 208). В то же время известно, что функция гипофиза находится под контролем гипоталамуса.

Таким образом, откладка яиц зависит от нервной системы и в конечном счете от внешних раздражителей. Первое место среди них принадлежит *свету* — имеется в виду продолжительность светового дня. Как и в случае постройки гнезда, существенным стимулом служит *вид самца* и его ухаживание. Давно известно, что изолированная самка голубя не может приступить к откладке яиц, если она не видит хотя бы через стекло других голубей мужского или женского пола (Мэтьюс, 1939); как показал Коллиас (1950), если за стеклом находится самец, то самка будет откладывать больше яиц. Аналогичные факты наблюдаются и у многих других птиц: ласточек (Поликарпова, 1940), скворцов (Бергер, 1942, 1949), чижей (Вогьен, 1948) и т. д.

Более того, Вогьен (1951) обнаружил, что *звуки, издаваемые другими птицами*, стимулируют у самок рост яйцевода. Оказалось, что у полностью изолированных самок попугая яйцеклетки не развивались; если же самок помещали в клетки, где они не могли видеть других попугаев, а только слышали их, то яйцеклетки у них развивались. Фикен (1959) показал, что от подобных же факторов зависит рост семенников у самцов попугаев. Сильное стимулирующее воздействие оказывает также материал для постройки гнезда. Несомненно, лучшим примером этого могут служить ткачики *Quelea quelea*, начинающие строить гнездо только в том случае, если их снабдить пучком зеленой травы; при этом яйца у самок развиваются только тогда, когда они видят самца, манипулирующего этим строительным материалом.

Это является общим правилом. Лерман, Броуди и Уортис (1961) обнаружили, что само по себе присутствие самца лишь очень незначительно стимулирует самку голубя, если в клетке нет материала для постройки гнезда. Большую часть материалов

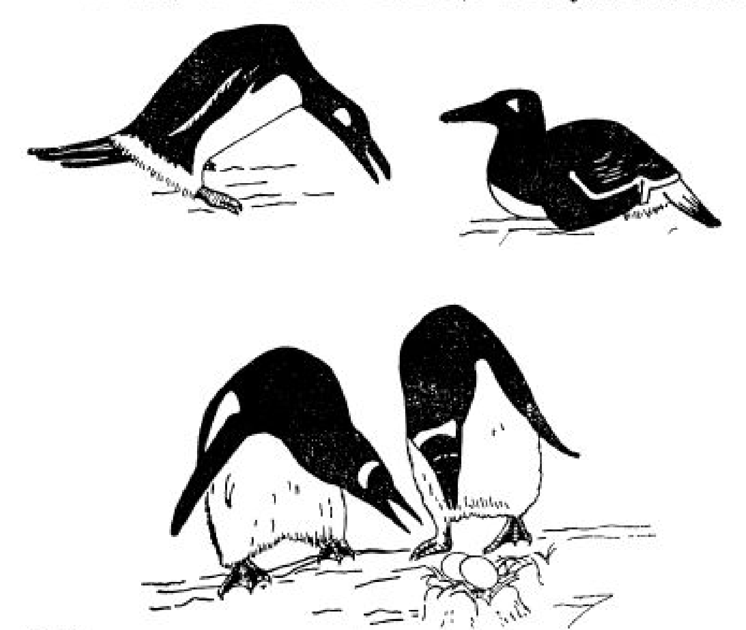
для постройки приносит самец, а устройством гнезда занимается самка. Вероятно, ухаживание самца, не приступившего еще к строительству гнезда, вызывает у самки секрецию эстрогена; происходящий значительно позднее сбор строительных материалов стимулирует секрецию прогестерона. Стимулирующее влияние строительных материалов и самого вида гнезда еще более очевидно, когда гнездо строит одна самка. Отсутствие гнезда или материалов для его постройки может полностью блокировать откладку яиц у чижей и различных видов гусей. Самки кукушек, которые гнезд не строят, подолгу и очень внимательно наблюдают, как строят гнездо другие птицы (Ханн, 1941); несомненно, это и стимулирует у них откладку яиц. Чанс (1940), демонстрируя кукушкам поочередно несколько пустых гнезд, вызвал гораздо более интенсивную, чем обычно, откладку.

Напротив, *вид яиц, лежащих в гнезде*, может на некоторое время приостановить откладку, чем и объясняется ее регулярность (в смысле количества) у большинства птиц, например у голубей. (Однако у кур этот фактор не имеет никакого значения.) Если это так, то, подкладывая яйца в гнездо, можно приостановить откладку. Это удалось сделать Паульсену (1953). Он подкладывал несущейся самке голубя по два яйца; в 50% случаев это приостанавливало откладку, голуби переставали нести яйца и начинали их насиживать. Но другие птицы (*Hirundo rustica*, *Pica pica*, *Aegelaius tricolor*) не начинали насиживания до тех пор, пока не были снесены все яйца; чайки же начинают насиживать, как только отложат первое яйцо. И если у трех названных видов птиц невозможно заново инициировать откладку яиц, удаляя из их гнезда несколько яиц, то у чаек это удается сделать (см. стр. 219).

Распознавание яиц. Как показали Берендс и Тинберген, *обыкновенные чайки* не отличают своих яиц от муляжей и яиц птиц других видов. Создается впечатление, что для этого вида стимулом для насиживания является любой предмет, как бы он ни выглядел, лишь бы он находился в гнезде.

Напротив, хохотун отличает свои яйца от муляжей, похожих на них по окраске и форме, но не от яиц другой чайки того же вида, хотя у этого вида яйца разных особей могут очень сильно различаться по рисунку и расцветке. Различные виды арктических птиц, яйца которых также сильно различаются по рисунку и окраске, наоборот, умеют отличать свои яйца от яиц сородичей. Аналогичные различия встречаются у разных видов воробьиных: некоторые принимают в свое гнездо окрашенные яйца, другие — нет. Ренш (1925) отметил, что садовая славка (*Sylvia borin*) насиживает подложенные ей в гнездо яйца славки-завирушки (*Sylvia curruca*). Но яиц должно быть ровно столько, сколько она снесла сама; если подложить лишние, то она отвергает все.

Насиживание. Эта проблема связана с серьезными трудностями в первую очередь из-за исключительного разнообразия поведения: насиживанием может заниматься или одна самка, или только самец, или же оба родителя попеременно (фиг. 14); кроме того, у разных видов насиживание может начинаться в разное время: у одних — после появления первого яйца, а у других — после того, как отложены все яйца. К тому же часто бывает



Фиг. 14. Церемония смены родителей на гнезде у длиннохвостых пингвинов *Pygoscelis*.

Птица, изображенная на рисунке слева, собирается занять место партнера, сидящего на гнезде (по Робертсону).

очень трудно определить истинный момент начала инкубации. Процесс насиживания может идти постепенно. Помещая термоэлектрический элемент под яйца крапивника (*Troglodites troglodites*), Кендейх обнаружил, что в начале насиживания мать усаживалась на яйца 10 раз в день, а в последний день — до 35 раз. Свенберг (1950) отметил, что некоторые виды так привязаны к своей кладке, что насиживающую птицу трудно с нее согнать, и тем не менее яйца не перегреваются; по данным Арнольда, сойка при перегреве яиц плотно прижимает к телу перья на брюшке, а не распушает их, как обычно, когда она прижимается к насиживаемым яйцам голым телом. Таким образом, перья служат как бы изоляцией, и яйца не перегреваются.

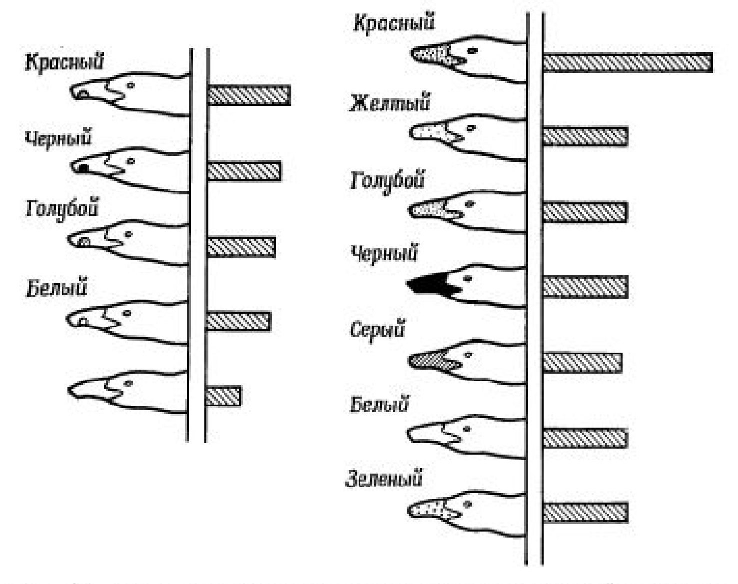
В одном из экспериментов Берендс (1959) подкладывал чайкам искусственные яйца, в которых циркулировала горячая или холодная вода. Охлаждение яиц приводило чаек в сильное возбуждение, и они старались утеплить гнездо; если же яйца перегревались, то птицы прижимали перья к телу, уменьшая площадь соприкосновения яиц с наседным пятном.

Очень тщательно заботятся о терморегуляции сорные куры (Megapodidae) (Фрит, 1956). Они складывают огромные кучи из растительного материала до 12 м в диаметре и 5 м в высоту, куда самец время от времени засовывает голову, как бы измеряя температуру внутри. Затем он соответственно или убавляет, или добавляет материал в этот инкубатор. У тех видов, у которых насиживает самец, его стремление к насиживанию, вероятно, синхронно со сроками откладки яиц. Индюка можно заставить насиживать яйца, чего он обычно не делает, если на некоторое время привязать его к гнезду; после освобождения он вернется на яйца добровольно.

Взаимное распознавание (родители — детеныши). Через несколько часов после вылупления из яйца птенцы чаек начинают требовать пищу; родители кормят их, протягивая им в клюве полупереваренный корм и наблюдая, как птенцы хватают его — сначала неловко, а затем все увереннее. Реакция птенцов врожденная, и они тянутся к кончику клюва родителя без предварительного обучения. Но какие же раздражители они воспринимают, какие релизеры вызывают их поведение? Этологи, особенно Тинберген и Берендс, посвятили этому вопросу целую серию опытов, ставших классическими. У недавно вылупившихся птенцов характерную реакцию можно вызвать, показывая им вырезанную из картона модель головы и клюва взрослой птицы. Клюв должен быть желтого цвета с заметным красным пятном на конце. На модель без красного пятна птенец будет реагировать значительно слабее, клюя ее в среднем раза в три реже, чем приманку с пятном. В том случае, если пятно не красного, а любого другого цвета, интенсивность реакции возрастает, оставаясь все же меньше, чем в случае красного пятна. Поднося к птенцу последовательно различные модели, можно убедиться, что все зависит от контраста между цветом пятна и клюва, а цвет клюва особой роли не играет. Исключение составляет сплошь красный клюв: он вызывает вдвое больше реакций, чем клювы другой окраски, в том числе и желтый. Ни форма головы, ни ее окраска, будь она белой, зеленой или черной, не имеют значения. А между тем голову родителей птенцы видят прекрасно и даже тычут иногда клювом в их красные веки, но когда они голодны, их манит к себе только тонкий удлиненный предмет с красным пятном на конце, придвигающийся к ним вплотную (фиг. 15).

Тинберген провел другой эксперимент. Он изменил цвет птенцов из одной семьи чаек, вымазав их в саже; родителей такое изменение цвета как будто взволновало, но тем не менее птенцов они признали, возможно по голосу. К сожалению, до сих пор описано очень мало подобных экспериментов.

Интересное наблюдение сделал Лоренц над кваквой (*Nycticorax nycticorax*); голова у нее иссиня-черная, с эгреткой из трех тонких



Фиг. 15. Реакция птенцов чаек на клювы различной окраски.

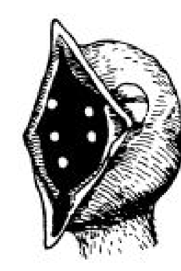
Длина горизонтальных заштрихованных полосок соответствует интенсивности реакции птенцов. Модели слева различаются только цветом пятна на кончике клюва. Справа — клювы различных цветов без пятна. Реакция на красный клюв у птенцов гораздо сильнее, чем на клюв, окрашенный в естественный желтый цвет (по Тинбергену).

белых перьев. Приближаясь к гнезду, в котором находится ее супруг или дети, она низко кланяется, так что из гнезда видны только верхняя часть головы и белые перья; тогда ее сразу же признают.

Но однажды, чтобы лучше видеть происходящее, Лоренц взобрался на дерево, и взрослая кваква, напуганная его присутствием, забыла поклониться: тотчас же на нее напали собственные птенцы. Эти малыши распознают своих родителей по тому, как они, приближаясь к гнезду, принимают особую позу или выполняют ритуальное телодвижение, свойственное только им и отличающее их от всех остальных птиц этого же вида.

Замерзшие цыплята перестают тревожно пищать, как только приближается источник тепла. Призыв матери цыпленок распоз-

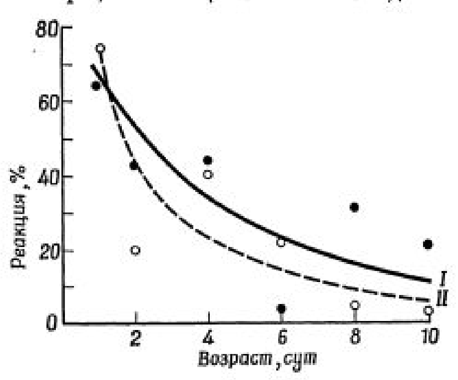
нает только в том случае, если он общался с курицей первые восемь дней жизни. Если этого не произошло, то позже он уже не может научиться различать ее индивидуальный «голос» (фиг. 17). Куры не отличают своих детенышей друг от друга.



Фиг. 16. Птенец синицы, широко раскрывая клюв, демонстрирует цветные пятна, вид которых побуждает родителей кормить его.

Видны шесть белых бугорков на черном фоне. Края клюва темно-красного цвета, а углы рта лимонно-желтые.

Призывный крик цыпленка оказывается более действенным, чем его движения, которые, казалось бы, должны привлекать внимание матери; если цыпленка посадить под стеклянный звуконепроницаемый колпак, то курица совсем не будет им интересоваться, но та же курица в волнении разыскивает цыпленка, который пищит за непрозрачной перегородкой.



Фиг. 17. Реакция цыплят на голос или вид родителей с возрастом постепенно угасает.

I — реакция на перемещающийся объемистый объект; *II* — реакция на кудахтанье (по Коллиасу, 1952).

Таким образом, очевидно, что в общении между курицей и цыпленком важная роль принадлежит звуковой сигнализации. Некоторую роль играет и внешний вид, но, вероятно, менее значительную, чем звук. Это видно хотя бы из опытов Брукнера, который «переряжал» курицу (с помощью повязок), что не мешало цыплятам бегать за ней.

Изменения в поведении родителей в присутствии детеныша. Эти изменения часто довольно значительны. Например, курица насиживает яйца молча, но как только перед самым вылуплением цыпленок ударяет изнутри в скорлупу, она начинает призывно кудахтать (Коллиас и Коллиас, 1956).

У тех видов, у которых самец не участвует в насиживании, а занимается только добыванием корма, его поведение ко времени появления птенцов резко меняется. Он проводит теперь около гнезда гораздо больше времени и начинает приносить корм.

Самцы многих видов приносят корм насиживающей самке, а также материалы для починки гнезда.

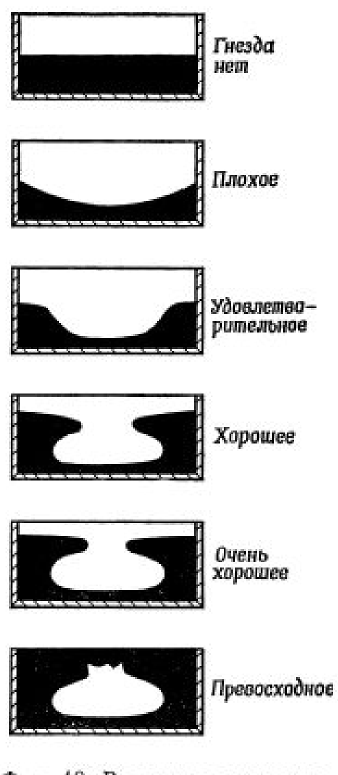
Имеются, однако, виды, у которых самец покидает гнездо на все время насиживания и начинает носить корм не раньше, чем увидит птенцов. Когда птенец выклевывается из яйца, некоторые птицы, например чайки, пытаются и к нему отнестись как к яйцу, но птенец своим поведением постепенно их от этого отучает. У американских лысух (*Fulica americana*), гнездящихся на болотах, после появления первых птенцов родители строят для них новое гнездо, продолжая насиживать оставшиеся яйца. Все усиливающиеся призывные крики птенцов заставляют их отдавать все больше времени их кормежке и все меньше времени на завершение насиживания яиц, оставшихся в старом гнезде (Гюйон, 1954).

Именно присутствие малышей заставляет родителей заботиться о них. Такое поведение можно поддерживать у курицы многие месяцы, подкладывая ей маленьких цыплят, по мере того как подросшие начинают становиться самостоятельнее (Коллиас, 1946). Однако у голубей подобный же прием не приводит к аналогичным результатам.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Сооружение гнезда. У крыс строительная активность проявляется незадолго до родов и сохраняется в продолжение двух недель после них, а затем исчезает. Задолго до родов крыса может бесцельно перетаскивать взад и вперед по клетке строительные материалы. Настоящее строительство начинается дня за два, за три до родов, и гнездо начинает приобретать все более четкую форму как раз тогда, когда самка становится все менее и менее подвижной. Гнездо в своем первом варианте напоминает тюфяк и сооружается вокруг тела самки, причем такое гнездо могут устраивать и небеременные самки. Гнездо это резко отличается от того, которое самка соорудит после родов. Теперь она не ограничивается тем, что подтыкает под себя строительный материал; она энергично стаскивает его в одно место и, когда наберется порядочная куча, начинает отделывать гнездо снаружи, а не изнутри, как раньше. В конце концов гнездо принимает форму шара и самка забирается в него. По мере того как детеныши растут, форма гнезда постепенно изменяется: оно расширяется, высота его уменьшается, и, наконец, оно превращается в бесформенную груду строительного мусора, в которой с трудом различаются контуры гнезда.

Киндер (1927) оценивал строительную активность крыс, подсчитывая количество бумажных полосок, которые они отрывали от кормушек для строительства гнезда. Строительная активность самцов и небеременных самок находится приблизительно на одном уровне. У беременных же самок дней за пять до родов наблюдается внезапный подъем строительной активности, причем энергичное строительство продолжается на протяжении всего периода лактации. Коллер (1952, 1956) заметил, что у мышей самцы и неполовозрелые самки, выращенные в больших клетках, каждый вечер, если им дают сено, строят «гнезда для ночевки», весящие от 7 до 11 г. Беременные же самки сооружают значительно более крупные гнезда весом от 45 до 50 г.



Фиг. 18. Различные типы крольчьего гнезда.

Общеизвестно, что строительная активность усиливается с понижением температуры. Если сопоставить это наблюдение с результатами тиреоидэктомии (гл. «Гормоны и поведение»), то напрашивается вывод, что гнездостроительство представляет собой один из аспектов терморегулирующего поведения. Но, как показал Коллер, само строительство вызывается в первую очередь появлением детенышей. Он помещал мышат под колпачки из металлической сетки рядом со взрослой самкой, располагавшей запасом строительных материалов. В этом случае роста строительной активности не наблюдалось; стимуляция строительной активности отмечалась только после того, как колпачки убирали. Следовательно, нужно, чтобы самка могла осязать детенышей и стаскивать их в гнездо. Впрочем, многие самки убивают детенышей; у таких самок не наблюдается усиления строительной активности. Если же у самки непосредственно после родов отнять детенышей, то строительная активность резко снижается.

Крольчиха строит гнездо, складывая стопкой солому или листья; внутри она выстилает его пухом, который выщипывает из брюшка (фиг. 18). Разные породы кроликов строят гнездо или непосредственно перед родами, или же сразу после них. Регулярные вычесывания показали, что как раз в это время пух с брюшка выщипывается особенно легко.

Поведение белых крыс перед родами. Небеременные самки и самки в начале беременности вылизывают шкурку в определенной последовательности: начинают они с передних лап, которыми

потом проводят по голове, а затем вылизывают верхнюю часть туловища, начиная с плеч; под конец они вылизывают аногенитальную область, а напоследок — снова передние лапы.

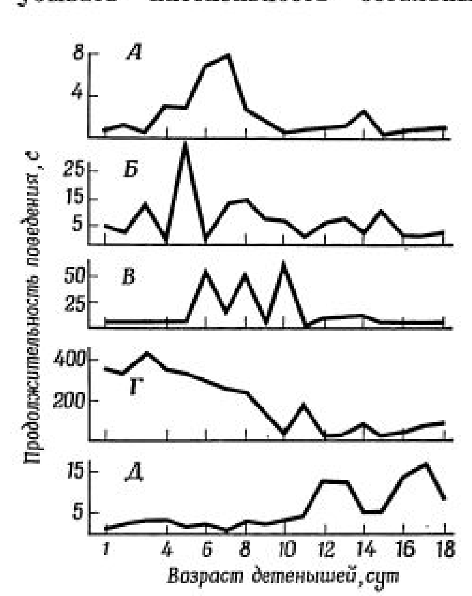
В продолжение последней недели беременности все чаще и чаще вылизывается промежность и все реже — бока и передние лапы. Однако порядок вылизывания остается неизменным.

Во время родов крыса лижет аногенитальную область при каждом сокращении матки. Но после родов она вылизывает ее уже очень редко; теперь она энергично вылизывает детенышей, особенно их наружные половые органы, без чего, как известно, невозможно первое мочеиспускание и дефекация.

Роды. Самки разных видов рожают в самых разнообразных *положениях*: стоя, сидя или лежа на спине, как самка кенгуру. В момент родов поведение сильно меняется, и многие животные, в том числе и крысы, долго и интенсивно вылизывают область наружных половых органов. Так же тщательно они вылизывают и появившихся на свет детенышей, и Роуэлл (1960) предположил, что мать рассматривает их как продолжение собственного тела. У некоторых видов, например у макак-резусов, самка помогает детенышу появиться на свет энергичными потугами или дергая руками за пуповину, что способствует изгнанию плаценты. Некоторые млекопитающие, например верблюды, вовсе не вылизывают ни детеныша, ни послед; точно так же ведут себя и ластоногие. Самка опоссума не вылизывает новорожденного и вообще не обращает на него внимания, однако она энергично лижет мех между влагалищем и сумкой. В результате в меху образуется дорожка, обильно смочённая слюной, по которой активно передвигающийся детеныш добирается до сумки. Очень многие млекопитающие, особенно травоядные, с жадностью пожирают плаценту (например, кролики). Но «плацентофагия» не носит универсального характера; у шимпанзе она отмечается лишь изредка, а у верблюдов или дельфинов не наблюдается вообще. У морских свинок, типичных плацентофагов, беременные самки проявляют вполне отчетливую тягу к мясной пище. Почему же тогда самки не пожирают своих детенышей (это хотя и случается, но сравнительно редко)? Эйбл-Эйбесфельдт считает, что причиной тому крик детеныша: с одной стороны, он стимулирует самку съедать пуповину, а с другой — служит сигналом, что детеныша трогать не следует. Впрочем, это предположение экспериментально не доказано.

Развитие материнского поведения. Если самке непосредственно перед родами показать чужого детеныша, то она почти не обратит на него внимания, в лучшем случае обнюхает его. Но если самку, у которой только что родились детеныши, подвергнуть целому ряду экспериментов, связанных с вскармливанием молоком, перетаскиванием детенышей, постройкой гнезда и т. д., то все эти

составляющие материнского поведения окажутся налицо; они появляются в первый же день после родов. Строительная активность исчезает первой, на 13-й день, а на 14-й день начинает убывать интенсивность остальных двух видов активности, и к 18-му дню только у 40% всех самок еще отмечаются эти формы поведения (фиг. 19).



Фиг. 19. Типы поведения самки хомяка в период выращивания детенышей.

А — переноска детенышей; *Б* — устройство гнезда; *В* — лактация; *Г* — пожирание детенышей; *Д* — маркировка территории (по Ричардсу, 1966).

Удаление детенышей сразу же после родов сопровождается значительным ослаблением или полным подавлением всех трех форм материнского поведения, если даже затем показывают матери нескольких детенышей через равные промежутки времени. Однако если в отсутствие детенышей материнское поведение быстро исчезает, то оно столь же быстро восстанавливается до исходного уровня, стоит только через 2...4 дня возвратить детенышей матери.

Впрочем, в таких случаях большинство крысят гибнет, а у самок снова наступает эструс. Итак, отнятие детенышей вскоре после родов приводит к значительным физиологическим сдвигам в организме самки. Напротив, если отнять детенышей *сравнительно поздно*, то родительское поведение самок может быстро восстановиться до исходного состояния. Из всего этого следует, что чувствительный период приходится на время сразу же после родов. Что касается *нормального угасания материнского поведения*, наступающего на второй неделе после родов, то его можно задержать, подкладывая в гнездо детенышей, не достигших десятидневного возраста. Если же убрать детенышей в конце этого периода, то спонтанное угасание материнского поведения замедлится. Этот факт как будто бы противоречит остальным: получается, что присутствие крысят препятствует сохранению материнского поведения у их мамаш.

Роуэлл (1960) обнаружил, что материнское поведение у хомяков зависит от возраста подкладываемых детенышей. Розенблатт и Лерман считают, что это справедливо и для крыс, но системати-

ческих исследований они не проводили. Однако если заменить четырехдневных крысят на одиннадцати- или четырнадцатидневных, то спонтанного затухания материнского поведения не происходит.

Экспериментальные условия до родов и материнское поведение. На отношение самки к детенышу в сильнейшей степени влияют условия, в которых она выросла. Например, Рис (1950, 1954) выращивал самок крыс в совершенно пустых клетках из металлической сетки с очень крупными ячейками. В этих условиях новорожденные детеныши сразу же проваливались сквозь ячейки, так что самка даже не дотрагивалась до них. Затем этих самок пересаживали в обычные клетки, где они могли вести себя, как хотели. Оказалось, что при наступлении вторых родов такие самки не знают, как строить гнездо, и неспособны стаскивать детенышей в кучу. При этом из-за недостатка материнской заботы среди детенышей увеличивается смертность. Впрочем, по мнению Эйбл-Эйбесфельдта, этот эксперимент поставлен недостаточно чисто, поскольку Рис, предоставляя крысам строительный материал, менял клетку; таким образом, на строительное поведение здесь могла накладываться исследовательская активность животных. Если обойтись без перемены клеток, предоставляя крысам строительный материал в прежней клетке, то наблюдается следующее: самки, которые при первых родах не могли выполнять никаких специфических операций, начинали строить гнездо, как только им для этого предоставлялась возможность. Сами по себе роды, если верить Лабриола (1953), не являются основным условием возникновения заботы о детенышах. Лабриола производил крысам кесарево сечение и обнаружил, что в этом случае отношение к крысятам практически ничем не отличается от того, которое наблюдается в естественных условиях, хотя после такой операции действия, обычно сопровождающие роды, например вылизывание амниотической жидкости, у крыс отсутствовали.

В связи с этим следует обсудить знаменитый опыт Берча (1958), в котором он пытался выяснить, как материнское поведение зависит от собственных движений самки. Берч надевал крысам на шею картонный воротник, не позволявший им вылизывать генитальную область. В результате после родов они полностью пренебрегали своими детенышами. Однако этот эксперимент, который часто цитируют в научной литературе, почти ни разу не воспроизводился — и причиной тому, безусловно, неясность данных Берча. Эйбл-Эйбесфельдт, как и Берч, снимал воротнички у самок непосредственно перед родами, но в его экспериментах не наблюдалось никаких нарушений материнского поведения.

Бич (1937) удалял у самок крыс различные участки коры головного мозга, что также приводило к нарушениям материнского поведения, которые были тем значительнее, чем радикальнее была экстирпация. Это очень напоминает результаты опытов Лешли, исследовавшего зависимость способности к обучению от величины удаляемой массы коры. Влияние удаления коры головного мозга, особенно ее медиальной части, на материнское поведение еще раз продемонстрировал Штамм (1955). В этом случае крысы перекусывают пуповину и вылизывают детенышей, но не перетаскивают их в гнездо и не позволяют присасываться к соскам. Если же оперированной самке подложить детенышей постарше, уже научившихся сосать, то поведение матери меняется. Объясняется это тем, что присосавшийся детеныш вызывает лактацию и тогда мать позволяет себя сосать и будет даже стаскивать расползающихся детенышей в гнездо. Таким образом, разрушение коры головного мозга не приводит к исчезновению материнского поведения, но создает более высокий порог для вызывающих его раздражителей.

Отношения между родителями и детенышами *при вскармливании* можно разделить (это было показано, в частности, на кошках) на три периода. В первом, так называемом *неонатальном*, главная роль принадлежит матери. Она собирает детенышей и сама подставляет им соски, так что они присасываются. Второй период начинается с кратких вылазок детенышей из гнезда. Третий, наиболее продолжительный период наступает на 16-й день и продолжается до 3-й или 4-й недели после родов, т. е. до прекращения лактации. В это время сами детеныши преследуют мать, не отставая от нее ни на шаг, и пытаются сосать ее. Но самка все реже и реже позволяет им это, прижимаясь брюхом к полу или резко отбегая в сторону.

Время, на протяжении которого мать вскармливает детенышей молоком, у разных видов весьма различно. У различных видов грызунов этот период длится 14...15 дней, после чего детеныши могут самостоятельно добывать пищу. У других животных он занимает значительно больше времени (например, 1 год у морских львов). Эвер (1959) сообщает, что каждый котенок присасывается к определенному соску и умеет различать его уже в двухдневном возрасте. Время, которое мать проводит за кормлением детенышей или просто находясь рядом с ними, также различно в зависимости от вида. Кошка почти не отлучается от котят; крольчихи и зайчихи остаются с малышами только во время кормления. Бартоломью и Хоуэл (1953) сообщают, что самки тюленей остаются с детенышами три дня подряд и в это время кормят их; затем они покидают детенышей и отправляются в море на 3...10 дней. У мышей время, затрачиваемое на кормление, уменьшается постепенно в течение 15 дней после родов.

Стаскивание в гнездо. Еще одна характерная материнская реакция — *перетаскивание расползающихся детенышей* обратно в гнездо. Эта реакция связана одновременно с детенышами

и с гнездом. Если условия почему-либо становятся неподходящими, животные могут покинуть старое гнездо; сделав гнездо в более безопасном месте, мать перетаскивает туда детенышей.

В течение некоторого времени после родов самки стаскивают в свое гнездо не только своих, но и чужих детенышей и даже различные предметы. Но этот период длится недолго. Уже через несколько дней они начнут нападать на чужих; к тому времени они уже хорошо отличают своих детенышей даже в группе чужих того же возраста.

Самки переносят детенышей, схватив их поперек спины, за живот или за бок. Крысы переносят своих малышей самыми разнообразными способами. У некоторых видов детеныши держатся на спине самки, как у опоссумов, или же присасываются к соскам. Домашний кролик не стаскивает крольчат в гнездо. У некоторых видов, например у мышей *Peromyscus maniculatus*, детенышей могут перетаскивать самцы. У морских львов детенышей в море собирает именно самец, самцы же тюленей совершенно не интересуются потомством.

Даже небеременные самки крыс, известные тем, что описываемый тип материнского поведения у них слабо выражен, начинают в конце концов стаскивать крысят в кучу, если долго находятся вместе с ними. У рожавших крыс, коль скоро они уже начали активно перетаскивать детенышей, эта тенденция сохраняется надолго, тогда как у небеременных самок она исчезает сразу же, стоит только убрать крысят. Присутствие детенышей сказывается даже на поведении крыс с удаленным гипофизом, так что возникает сомнение, действительно ли эта деятельность связана с гормональной активностью. Добавим кстати, что если даже удается так или иначе заставить гипофизэктомированных крыс стаскивать детенышей, то это не обязательно приводит к появлению строительной активности.

Перетаскивание детенышей у разных видов может вызываться различными раздражителями. Несомненно, большое значение имеет крик детеныша; Циппелиус и Шейдт (1956) указывали, что у разных видов мышей детеныши испускают ультразвуковые сигналы частотой от 70 до 80 кГц, на которые и реагирует мать. К неподвижному детенышу мать подойдет, только если окажется совсем близко от него. Этот факт говорит о некотором значении зрительных раздражителей; различные авторы сообщают о значении обонятельных факторов у золотистых хомячков и белых крыс.

Бич и Джейнс (1956) показали, что самки, лишенные обоняния, не отличают проволочной клетки с детенышами от пустой клетки, тогда как слепые самки, напротив, к клетке с детенышами проявляют повышенный интерес. Крысят, пахнущих чем-нибудь непривычным, например лавандой, самки перетаскивают гораздо

хуже, чем контрольных. Интактные самки проводят больше времени около клетки с детенышами, чем около пустой клетки. Мертвых детенышей самки обнаруживают так же быстро, как и живых, но если некоторое время продержать мертвых детенышей в холодильнике, то поиск затруднится; неизвестно, что здесь играет главную роль — обонятельные, температурные или тактильные раздражители. Крысы, лишенные сразу двух из трех видов чувствительности (зрения, обоняния и тактильной чувствительности кожи в области рта), с бóльшим трудом находят детенышей, чем лишенные только одного из них. Если же они лишены всех трех видов чувствительности, то эта задача для них крайне осложняется.

Чем меньше детеныши, тем энергичнее собирают их самки: кормящие самки мышей собирают однодневных мышат в 85% случаев, а пятнадцатидневных — только в 15% случаев. Спад активности происходит постепенно (Леблон, 1940), однако если самке, уже переставшей перетаскивать своих выросших детенышей, подложить новорожденных мышат, то она тут же начнет собирать их и перетаскивать в гнездо.

Животные могут собирать детенышей *не только своего, но и других видов*. Белые крысы перетаскивают в гнездо также мышат, но если им предложить мышат и крысят одновременно, то они предпочтут последних (обширный обзор всех подобных случаев составил Эйбл-Эйбесфельдт, 1956). Между тем самок крыс не привлекают детеныши морских свинок и крольчата. С другой стороны, и это как будто противоречит приведенным фактам, матери способны *узнавать своих собственных детенышей*. Это было четко продемонстрировано в опытах Бича и Джейнса (1956); они подсаживали к самкам нескольких крысят, среди которых были и их детеныши. Самки мышей и хомяков чужих детенышей часто пожирают. Эйбл-Эйбесфельдт отметил, что морские львы реагируют только на крики своих детенышей. Наконец, следует отметить, что некоторые крысы, как и некоторые собаки, неспособны отличать своих детенышей от чужих (того же вида).

ОБУЧЕНИЕ И РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

По-видимому, всех животных можно разделить на две группы:

1) животные, самки которых уже при первых родах в полной мере проявляют родительское поведение;

2) животные, у которых поведение самок при первых родах значительно отличается от поведения при последующих.

К первой группе следует отнести мышей, крыс и морских свинок. Впрочем, как утверждает Леблон (1940), хотя новорожденные мышата привлекают всех кормящих самок в равной мере,

но самок, рожавших многократно, все же продолжают привлекать и более взрослые мышата, тогда как самки, рожавшие впервые, ими совершенно не интересуются. Леблон объясняет это тем, что мыши, рожавшие несколько раз, воспринимают более слабые раздражители. Со своей стороны, Франк (1952) отмечает, что более опытные самки перетаскивают детенышей в гнездо быстрее и энергичнее, чем молодые. Беньес-Нуаро (1958) не находит никакой разницы в этом отношении между беременными самками, самками, рожавшими впервые, и самцами, но его опыты были, по-видимому, недостаточно продуманны. Впрочем, и Бич с Джейнсом (1956) не обнаружили сколько-нибудь существенных различий, хотя и применяли значительно более тонкую методику. Наиболее активно самки перетаскивают детенышей к гнезду на 7-й день после родов, но это относится в равной мере и к самкам, рожавшим впервые, и к тем, которые рожали неоднократно. Лоренц заметил, что некоторые врановые, строящие гнездо в первый раз, ведут себя так, словно не знают, что делать с собранным строительным материалом.

Типичным примером животных второй группы служат шимпанзе. Самки шимпанзе, родившие в первый раз, нередко держат детеныша вниз головой или кусают его за ноги; бывает, что они даже боятся его. Такое поведение резко контрастирует с поведением самки, имеющей соответствующий опыт. Точно такие же различия можно видеть и в поведении самок макак-резусов.

Лерман задается вопросом, действительно ли животные второй группы обучаются или все объясняется физиологическим созреванием. Дитерлен (1959) сообщает, что самки золотистых хомячков, у которых роды приходятся на 80-й день жизни, строят чересчур маленькое гнездо и часто почти не занимаются детенышами — создается впечатление, что они их побаиваются. Но если первые роды происходят в возрасте трех месяцев, то самки относятся к детенышам спокойнее и заботятся о них. С другой стороны, по данным Зейтца (1954, 1958), чем старше крыса, тем меньше детенышей она приносит, а ее материнское поведение постепенно исчезает.

Последовательные стадии материнского поведения. Каждая стадия важна прежде всего сама по себе, а кроме того, тем, что вызывает следующую стадию. Бловель (1951) прекрасно показал это на козах. Сразу же после появления на свет козленка мать начинает его вылизывать, а затем остается стоять над ним, так как он не может еще встать на ноги. Если унести козленка, не дав возможности матери его вылизать, а потом возвратить, то она уже не станет его вылизывать, и пройдет довольно много времени, прежде чем она его снова признает. Однако если, прежде чем козленка унесут, он пососет мать, то контакт восстанавливается быстро.

Как сообщает Коллиас (1956), точно так же ведут себя со своими ягнятами овцы. Овцеводы утверждают, что овца, потерявшая ягненка, примет чужого, если только его обрядить в шкурку, снятую с ее погибшего детеныша. Положительные результаты можно получить, натерев чужого детеныша последом или опрыскав его молоком приемной матери. Такие методы могут, вероятно, оказаться полезными, но они действенны далеко не всегда. Часто можно наблюдать, как на протяжении нескольких дней самки ударами головы отгоняют чужих детенышей.

Но есть все же средство заставить самку принять чужого детеныша. Для этого ее помещают в тесное стойло и при помощи какой-нибудь сбруи ограничивают ее подвижность. Затем в стойло помещают детеныша, можно даже другого вида (ягненка к козе, козленка к овце). Через некоторое время самку освобождают на час в день. Сначала она отгоняет малыша ударами головы, но довольно быстро признает его и позволяет себя сосать.

Наказания у собак. У собак часто можно наблюдать любопытное явление — как самка «наказывает» своих щенят (Рейнгольд, 1963). Она рычит или лает на них, встряхивает, держа за шиворот, или придавливает лапой. Поведение это появляется сравнительно поздно, резко усиливаясь к 45-му дню, если щенята еще пытаются сосать мать. Но мать может в одних случаях их наказывать, а в других — нет; она даже может позволить одному из щенков спать у нее под боком, одновременно отгоняя других. Все это приводит к тому, что щенки быстро отучаются искать соски. Самка наказывает щенков и в том случае, когда они слишком удаляются от нее. Наконец, создается впечатление, что мать разнимает дерущихся щенков.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МАТЕРИ И ДЕТЕНЫША У РЕЗУСОВ (ПО ХАРЛОУ)

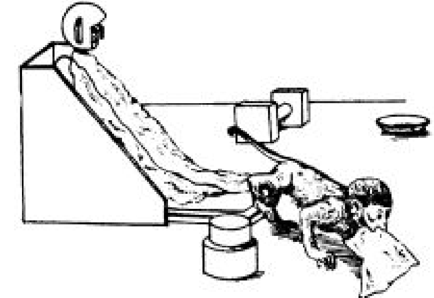
ОТНОШЕНИЕ ДЕТЕНЫША К МАТЕРИ

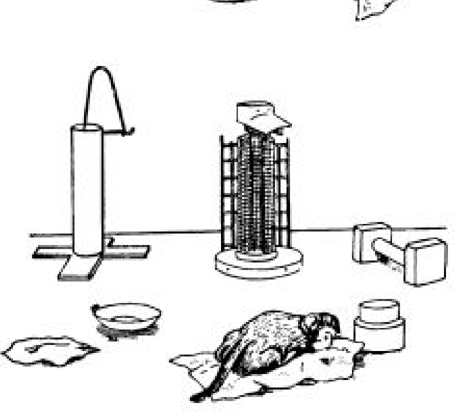
У резусов отношение детеныша к матери проходит четыре стадии: рефлекторная стадия, стадия привязанности, стадия поисков защиты и стадия отделения.

Рефлекторная стадия. Это совокупность реакций, заставляющих детеныша сосать все, до чего ни дотронутся его губы (хотя бы человеческий палец), и крепко цепляться за любой предмет. Рефлекторный контакт нарушается у обезьян на 15...20-й день жизни, с появлением первых локомоторных реакций. Очевидно, в это время детеныши начинают отличать мать от всего остального, хотя исследования, подтверждающие это, нам не известны.

Стадия привязанности. В это время детеныш продолжает оставаться около матери, но стремление цепляться за нее у него

ослабевает. Однако значительное время он находится на груди у матери, исследуя ее и свое собственное тело. Мать, впрочем, можно заменить куском меха, натянутым на проволочный каркас,— это так называемая «искусственная мать». Маленькая обезьянка, лишенная настоящей матери, привязывается к искусственной, но если в вольере окажется другой детеныш того же возраста, то они предпочитают сидеть, обняв друг друга.





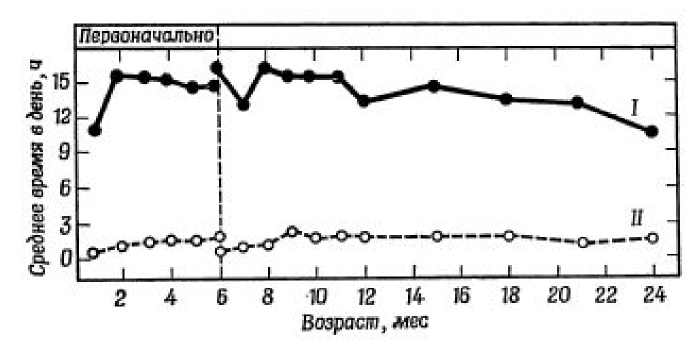
Фиг. 20. Влияние «искусственной матери».

Вверху — детеныш макаки-резуса в возрасте 150 дней исследует территорию, держась за искусственную мать (кусок меха, натянутый на проволочный каркас). Внизу — детеныш не обращает внимания на искусственную мать без меха; его исследовательская активность гораздо слабее (по Харлоу, 1961)

Стадия поисков защиты. В это время детеныши все больше времени бывают заняты исследованием окружающей обстановки. Однако, увидев незнакомый предмет, например игрушечного мишку, детеныш тут же укрывается на груди у матери. Затем он постепенно смелеет и начинает даже играть с незнакомой вещью. Если же, испугавшись, он не найдет, где укрыться (у настоящей или искусственной матери), то в страхе забьется в угол и новый предмет трогать больше не будет (фиг. 20, 21). Больше всего поразило американских исследователей, что искусственная мать в смысле создания ощущения безопасности *ничем не уступает* живой, лишь бы она была покрыта мехом. Форма каркаса не имеет значения, но если он не будет обтянут мехом, то не сможет создавать ощущение безопасности. Эти лабораторные

наблюдения были дополнены наблюдениями в естественных условиях, выполненных главным образом школой Иманиши. Оказывается, что в природе в игру вступает еще один фактор — иерархический ранг матери. Подчиненная самка не осмеливается защищать своего детеныша от других детенышей и взрослых самок.

Стадия отделения. Эта стадия иногда наступает довольно поздно, а в условиях лаборатории ее наступление может еще более замедлиться (до 180-го дня и долее).



Фиг. 21. Сохранение у детеныша обезьяны привязанности к искусственной матери.

Кривая *I* — каркас, обтянутый мехом; кривая *II* — проволочный каркас без меха. По ординате отложено среднее время, проводимое обезьянкой ежедневно около искусственной матери (по Харлоу, 1962).

Поведение детенышей зависит от температуры, характера поверхности, за которую они цепляются, проприоцептивной чувствительности и наличия пищи.

ОТНОШЕНИЕ МАТЕРИ К ДЕТЕНЫШУ

Эти отношения проходят через три стадии: стадия привязанности и покровительства, переходная стадия, стадия отделения и «неприятия».

Стадия привязанности и покровительства начинается вскоре после рождения. Мать держит детеныша на груди, ловит его, если ему вздумается убежать, кормит, следит за чистотой его тела. Но инстинкт покровительства, стремление защитить детеныша от реальной или мнимой опасности сохраняется у самки гораздо дольше, чем стадия привязанности.

Материнское поведение распространяется и на чужих детенышей, оказавшихся поблизости (сравните с поведением овцы, которая, напротив, отгоняет чужих ягнят). Однако эта реакция, возникнув на 19...27-й день после родов, довольно быстро сменяется

агрессивностью по отношению к детенышам других самок. Небеременные или не достигшие половой зрелости самки проявляют к малышам большой интерес. Приблизившись к обезьяне, держащей на руках детёныша, они усаживаются рядом, повернув к ней голову, что у резусов означает признание доминирующего положения. Затем они осторожно протягивают руки и прикасаются к матери, а потом трогают малыша.

К концу второй стадии и на протяжении третьей самки обычно все более сурово отталкивают детенышей, но окончательное отделение наступает зачастую только с появлением нового малыша.

Отношение матери к детенышу определяется как внешними, так и внутренними факторами. Из *внешних* факторов большое значение имеет физический контакт с телом матери. Харлоу отнял детеныша у самки резуса сразу же после рождения и заменил его котенком. Самка приняла и кормила его, но котенок не мог уцепиться за ее шерсть, как это делают детеныши обезьян, и все время падал; в результате самка перестала им интересоваться. Таким образом, одного лишь кормления молоком недостаточно, если нет непосредственного контакта. Оказалось, что одни только зрительные раздражители имеют ограниченное значение. Если детеныша поместить за стеклянной перегородкой, так чтобы мать не могла к нему прикоснуться, а только видела его, то через некоторое время самка перестанет обращать на него внимание. Самки реагируют *на крики* детенышей. Однако попадаются и такие небрежные мамаши, которые не обращают внимания на кричащего малыша; другие самки, оказавшиеся в это время поблизости, начинают угрожать им до тех пор, пока те не заберут детеныша. Если же детеныш почему-либо кричит, но матерью не брошен, то никаких угроз не последует. Когда детеныша полностью изолируют от матери, он сжимается в комок и кажется совершенно подавленным. К такому детенышу в вольер выпустили взрослую самку, заинтересовавшуюся им, но он закричал и свернулся в клубок, и самка оставила его в покое. Но когда детеныш даже после очень продолжительной изоляции цепляется за мать, та его незамедлительно принимает.

Неоднократно рожавшие самки быстрее расстаются со своими детенышами, чем рожавшие в первый раз. Однако если эти последние росли с детства в полной изоляции, то к своим детенышам они будут проявлять полнейшее безразличие или обращаться с ними крайне грубо. Они отталкивают детеныша и даже прижимают его голову к полу, но если детеныш упирается, то в конце концов мать все же принимает его. Со следующими детенышами эти самки ведут себя совершенно нормально.

Добавим, что самки, воспитанные в изоляции, безучастны к заигрываниям самцов. Если они и спариваются, то лишь благодаря усилиям со стороны самцов.

Более или менее аналогично, с некоторыми особенностями, ведут себя в соответствующих случаях и *павианы*. Отметим, в частности, что все стадо проявляет крайний интерес к рождению детеныша. Обезьяны окружают мать с новорожденным и стараются до него дотронуться. Мать с очень неуверенным видом пытается или воспрепятствовать этому, или хотя бы скрыться. Часто наибольший интерес проявляют доминирующие самцы, которые уже не отходят от матери. Нередко малыши держатся вместе с самцами, которые о них заботятся и иногда носят на спине. Если во время игр, порой очень жестоких, какой-нибудь детеныш начинает кричать, то наводить порядок прибегают именно взрослые самцы. Даже после того как самки прекращают выкармливать детенышей молоком, самцы продолжают терпимо относиться к ним, защищая тех, кто помоложе, от нападений тех, кто постарше. Наконец, бывает, что самец берет одного детеныша и длительное время носит его на спине. Любопытно, что когда мать впервые прекращает вскармливание и детеныш издает своеобразный никогда более не повторяющийся крик, на этот крик самцы никак не реагируют. Детеныши доминирующей самки чаще «обращаются» к матери, и она занимается ими больше, чем подчиненные самки.

Малыш может искать защиты от нападения других детенышей у своей матери, но это возможно лишь в том случае, если его мать занимает доминирующее положение. Как и у японских макак, детеныш доминирующей самки имеет больше шансов занять высокое место в иерархии.

ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ДЕТЕНЫШАМИ

В отношениях между детенышами можно выделить 4 стадии. На первой, *рефлекторной* стадии детеныши просто не покидают друг друга. На второй, так называемой *стадии исследования* животные руками и губами исследуют ближайшие предметы и особенно тела своих сородичей. Третья стадия ярко выражена; это так называемые *мирные игры*. Животные толкаются, делают вид, что кусают друг друга (так обычно играют самцы), или гоняются друг за другом, причем в любой момент убегающий может превратиться в преследователя (как правило, так играют самки). Наконец, начинаются *агрессивные игры*, когда животные кусаются уже всерьез. В этот период происходит установление иерархии.

Гетеросексуальное поведение. Оно также развивается постепенно. Одно из первых его проявлений — не только эрекция пениса, но также *угрожающее поведение*, которое чаще проявляется у самцов, чем у самок. Кроме того, самцы угрожают и самцам и самкам, самки же — только друг другу и притом гораздо реже,

чем самцы; самцам они никогда не угрожают. Вероятно, изоляция с раннего возраста в значительной степени препятствует проявлению полового поведения в целом, но эти данные нуждаются в уточнении.

ДОМИНИРОВАНИЕ И ИЕРАРХИЯ

ИЕРАРХИЯ У НАСЕКОМЫХ

Древние представляли себе животных как неорганизованную орду, однако на самом деле среди них царит жесткий иерархический порядок. Животные яростно защищают свою территорию. Недавно стало ясно, что все это справедливо и для насекомых.

По Александеру, у полевых сверчков (*Acheta campestris*) образуется обычно линейная иерархия, установление которой сопровождается настоящими драками. Чаще всего схватка ограничивается тем, что сверчки сцепляются усиками и толкают друг друга. Наконец, самец подпрыгивает, исполняет боевую песню, кусает побежденного и опрокидывает его на бок; однако увечья наносятся сопернику очень редко. Сражение тем ожесточеннее, чем дольше оно продолжается и чем ближе друг к другу по рангу участвующие в нем самцы. Ранг самца повышается, если он занимает трещину в земле, выигрывает сражение, в случае спаривания и после изоляции. Высшего ранга насекомое достигает дней через 12 после последней линьки и сохраняет его до конца жизни. Обычно, хотя и не всегда, более крупный самец доминирует над мелкими; ранг самца не меняется, если покрыть ему непрозрачным лаком глаза, удалить антенны (кроме базальных члеников) или же укрепить ему на переднегруди картонный гребешок. Но удаление базальных члеников антенн сопровождается понижением ранга и порождает в то же время некоторые аномалии поведения.

Обычно насекомое высшего ранга сопровождает бой сигналом нападения, и звучит он часто сразу же после отступления побежденного противника. Этот последний стрекочет очень редко, а если застрекочет, то это означает, что его ранг вслед за этим повысится. Для того чтобы заставить сверчка принять агрессивную позу, нужно воспроизвести всю совокупность искусственных раздражителей: следует проиграть на магнитофоне записанную песню нападения, а кроме того, нужно слегка постегивать самца ниточками, напоминающими антенны (так поступают китайцы, устраивая бои сверчков). Между тем если сверчок находится на своей территории или если он только что дрался или спаривался, то агрессивную позу у него можно вызвать только звуковыми или только тактильными раздражителями. Точно так же можно легко вызвать ухаживание у тех самцов, которые стрекочут

свою призывную песню или только что ухаживали по-настоящему. Самцы, лишенные общества самок, принимаются ухаживать друг за другом; при этом объект ухаживания может проявить агрессию или убежать, но в некоторых случаях ведет себя совершенно как самка, выполняя последовательно все действия, сопровождающие в норме копуляцию, и только не принимает сперматофоры.

Изолированные самцы могут пытаться спариваться с неодушевленными предметами и откладывать сперматофоры на стенку клетки.

Территория ревностно охраняется. Как только сверчок найдет подходящую трещину или выкопает норку, он начинает систематически осматривать свое жилье и окрестности. Патрулируя, он выпрямляется на лапках и вытягивает сяжки, причем проявляет крайнюю агрессивность даже в отношении тех самцов, которые доминируют над ним на нейтральной территории. На своем участке он поет громче и дольше. Доминирующий самец вступает в единоличное владение избранной им самкой, не подпуская к ней других самцов. Если же подчиненному удалось спариться раньше, чем доминирующему, то он и завладеет самкой.

У чернотелок *Tribolium* иерархия, вероятно, более сложна и не имеет линейного характера. Самцы почти всегда доминируют над самками, а взрослые насекомые — над старыми и совсем молодыми. Размеры и уже полученные увечья тоже идут в счет (Ховард, 1955). Следует отметить, что предположение о наличии иерархии у ос, выдвинутое Парди, было недавно подтверждено работами Монтанье (1964).

Иерархия явно выражена у раков (*Orconestes* и *Cambarellus*). В группе из четырех раков для установления иерархии требуется всего несколько дней. Здесь отмечают четыре типа поведения:

1) раки нападают друг на друга;
2) один ударяет другого клешнями, а тот не защищается;
3) раки угрожают друг другу поднятыми, как перед нападением, клешнями;
4) раки отступают друг перед другом.

Эта последняя реакция вполне определенно зависит от иерархического ранга; по-видимому, у раков существует индивидуальное распознавание.

Нельзя не отметить поразительной аналогии описанных форм поведения с поведением высших животных — аналогии, иногда доходящей до абсолютного сходства.

ИЕРАРХИЯ У РЫБ

Хотя исследования иерархии и доминирования проводились в основном на птицах, это не означает, что аналогичные явления нельзя обнаружить на других уровнях эволюции. Например,

у рыб может устанавливаться сложная иерархия, и это свидетельствует о том, что они в состоянии запоминать индивидуальные признаки и ранг сородичей, хотя эта способность выражена у них слабее, чем, скажем, у кур.

У рыб, по крайней мере у платипецилий, в группе, состоящей всего из четырех особей, вероятно, может еще сохраняться четкая иерархия [1]. Стоит отметить такое интересное явление, как *частичная территориальность*. Рыба высшего ранга, *альфа*, обычно доминирует над всем аквариумом; рыба *бета*, стоящая на следующей ступени, утверждается в каком-нибудь углу и даже оказывает там сопротивление деспоту. Более того, исподтишка она старается расширить свои владения за счет территории рыбы альфа, что ей иногда и удается. Находящаяся у основания иерархической пирамиды рыба *омега* выполняет очень тягостную для себя, но крайне полезную для всей группы роль «козла отпущения». Если ее убрать из аквариума, то оставшиеся члены группы гораздо чаще подвергаются нападениям. Действительно, какой-нибудь владелец территории, подвергшийся серьезной атаке, может выгнать омегу на середину аквариума, где она отвлечет на себя внимание агрессора. Берендс считает, что рыбы отличаются от куриных в социальном отношении тем, что *при установлении иерархии территориальное поведение у них играет гораздо большую роль*. Иерархический ранг не слишком важен для рыбы, находящейся на своей территории: здесь она всегда будет победителем.

ИЕРАРХИЯ У ПТИЦ

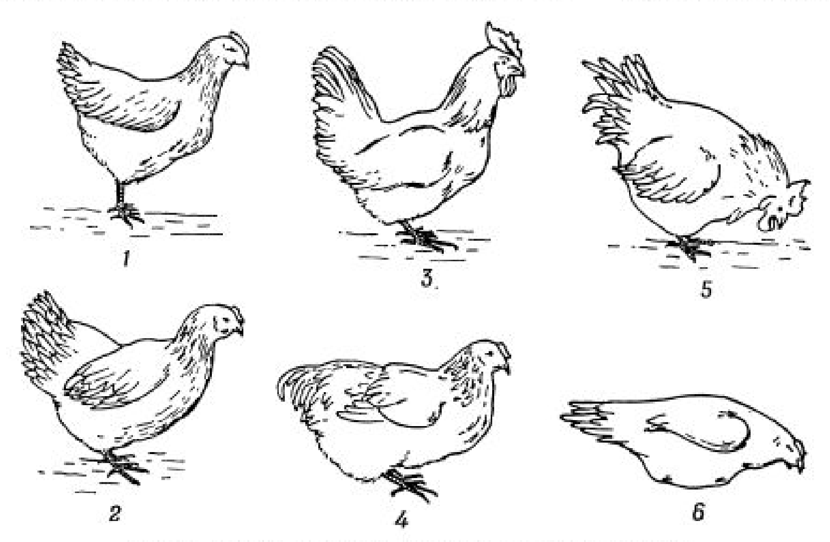
АГРЕССИВНОСТЬ И ИЕРАРХИЯ

У большинства птиц, живущих группами, довольно часто происходят стычки, в результате чего устанавливается более или менее отчетливая иерархия. Некоторые птицы — не обязательно самые крупные или самые старшие — спариваются и кормятся в первую очередь. У птиц существует порядок нанесения ударов клювом, так называемый «порядок клевания». Явление это, несомненно, очень важное, жаль только, что некоторые биологи хотят представить его единственной пружиной групповой организации в сообществе.

Типы доминирования. Животное, которое нападает на сородичей (или имитирует нападение, принимая ритуальные позы угрозы),

[1] Наиболее четкие иерархические отношения с индивидуальным узнаванием друг друга описаны у хромисов и детально изучены у цихлидовых рыб, например у *Tropheus moorei* (Wickler, 1966, 1969). У остальных изученных рыб возможность индивидуального узнавания ставится под сомнение. Явления, связанные с иерархическими отношениями, обычно смешивают с защитой территории.— *Прим. ред.*

которое первым подходит к корму, отгоняя от него остальных, и раньше других спаривается, мы называем *альфа*. На самой низшей ступени иерархической лестницы стоит *омега*, которую отгоняют, когда она пытается получить пищу, а иногда забивают насмерть; часто самцы омега не могут спариваться, поскольку самки их отвергают. Животное *бета* нападает на всех, кроме альфа, а *гамма* соответственно — на всех, кроме альфа и бета, и т. д. Но существует и другой, крайне трудный для интерпретации вид иерархических отношений, имеющих структуру *треугольника*, когда *A* нападает на *B*, *B* — на *C*, а *C* в свою



Фиг. 22. Позы доминирования и подчинения у кур.

1 — поза доминирования: голова поднята, перья встопорщены; *2* — эта поза с полусогнутыми лапами означает, что курица принята в группу и не проявляет агрессии (в противоположность позе *1*); *3* — поза доминирования у петуха (лапы полусогнуты); *4* — поза подчинения; *5* — очень агрессивная поза у петуха; *6* — поза курицы при спаривании (по Формену и Олли).

очередь — на *A*. Такое поведение часто можно наблюдать в небольших группах кур и молодых петушков. Эта иерархическая структура может сохраняться очень долгое время (фиг. 22).

В иерархии другого типа одна особь доминирует над всеми остальными, причем все они имеют одинаковый ранг; в этом случае *имеется только два ранга*. Этот тип иерархических взаимоотношений встречается довольно часто, особенно у белых мышей. У некоторых видов попугаев и голубей существует *переменное доминирование*, когда то одному, то другому члену группы удается взять верх. В этом случае, как и у рыб, победа определяется тем, на своей или на чужой территории находится птица.

Возраст первого проявления агрессивности. Вуд-Гаш (1955) показал, что *порядок клевания* у молодых петушков окончательно устанавливается к 7-й или 8-й, а у кур — к 9-й неделе, Однако агрессивное поведение появляется у цыплят уже на второй неделе после выклевывания из яйца [1]. Наличие порядка клевания позволяет предполагать, что цыплята распознают друг друга, и Смит (1957) в самом деле обнаружил, что цыплята белых леггорнов *в десятидневном возрасте* узнают цыплят того же возраста и той же породы, но принадлежащих к другой группе. Однако распознавать друг друга индивидуально и помнить иерархический ранг — вещи разные. В группах, состоящих из птиц обоего пола, случаются драки между курами и петухами, но нападают обычно петухи; впоследствии порядок клевания устанавливается только среди птиц одного и того же пола.

Иерархия и индивидуальное распознавание. Каким образом цыплята распознают друг друга? Гул и Ортман (1953) «переряжали» их, изменяя вид хвоста, крыльев и других частей тела; для этого цыплятам либо подклеивали перья различной расцветки, либо соответствующим образом их ощипывали. Отчетливые результаты были получены только в том случае, если при этом изменялись очертания головы. Авторы полагают, что цыплята отличают цыпленка, которого к ним подсадили, по той особой манере, с которой он держится в незнакомой обстановке. Нельзя сказать, что взрослые особи распознают сородичей по тем же признакам, что и цыплята; в частности, голова взрослой курицы значительно отличается от головы цыпленка (гребень и т. д.).

После того как в данной группе иерархия полностью сложилась, можно часть птиц пересадить в другую группу, а затем через несколько дней вернуть обратно. Одна и та же курица в разных группах может занимать разные уровни на иерархической лестнице Описан случай, когда курица, побывав последовательно в пяти группах, занимала в них места 2, 6, 2, 4 и 7; другая курица в тех же группах занимала места 1, 5, 1, 5 и 6. Достаточно курице проводить в каждой группе по одному часу ежедневно, чтобы постоянные члены группы не только ее узнавали, но и обращались с ней в соответствии с занимаемым ею в этих группах положением. Отсюда следует, что куры могут, вероятно, весьма точно распознавать своих сородичей и определять их иерархический ранг среди 27 таких же кур. Возможно даже, что их способности к распознаванию еще более *значительны.*

Закладка основ иерархии; первая стычка. Коллиас (1943) изучал факторы, определяющие успех при *первой стычке* и место

[1] В этом возрасте у цыплят начинает проявляться особый тип поведения, так называемые *коллективные игры*. Цыплята внезапно начинают резвиться, машут крыльями. Обычно такое поведение заканчивается псевдодракой, едва ли заслуживающей названия агрессии.— *Прим. ред.*

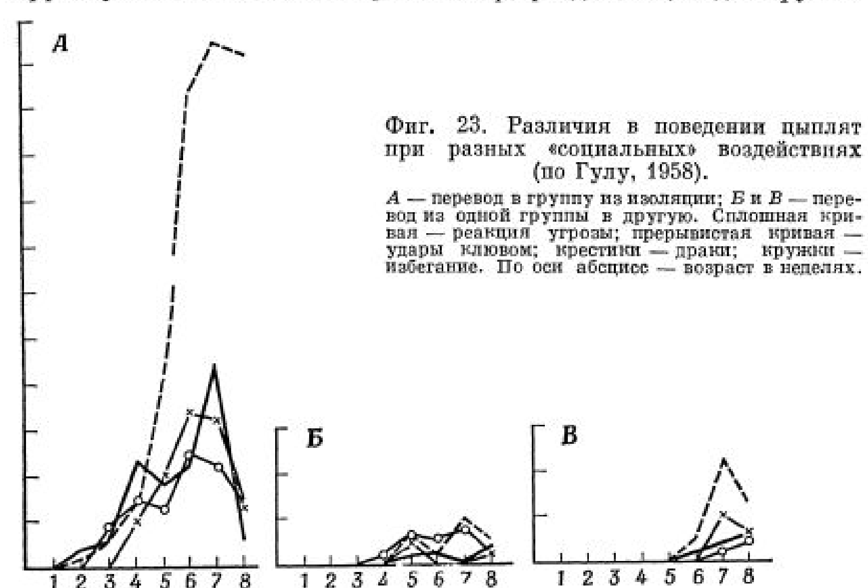
особи на иерархической лестнице. Многое зависит от того, *сколько птица весит и не линяет ли она в данный момент.* В порядке важности следуют: отсутствие линьки, размер гребня, ранг и вес. Все эти факторы обеспечивают 56% успеха, остальное же, вероятно, зависит от предыстории каждой особи. Ратнер (1961), помещая птиц вместе с альфой из другой группы, обнаружил, что, однажды проиграв драку, альфа усваивает проявившуюся у нее один раз реакцию подчинения, и на некоторое время ее ранг в своей группе понижается.

Устойчивость иерархии и частота ударов клювом. Установившийся однажды порядок клевания сохраняется и в дальнейшем во время частых стычек. Настоящие драки бывают редко, однако время от времени нужно раздавать удары, для того чтобы поддерживать иерархию. Возможно также, что это определенная форма демонстрации; голосовые сигналы не имеют в данном случае большого значения. Некоторые доминирующие птицы могут быть более терпимы к подчиненным, чем другие (что перемежается иногда периодами нетерпимости). Если менять место кормежки, то птицы, стоящие во главе группы, также могут часто меняться.

Для определения иерархического ранга или степени агрессивности удобнее оставлять птиц парами, чем пытаться выяснить это сразу, выпуская всех кур. Дело в том, что *частота ударов клювом,* которые наносит определенная курица, не обязательно коррелирует с ее рангом в группе. Фактически у кур особи высших рангов, хотя и имеют больше прав клевать подчиненных особей, редко прибегают к этому, так как достаточно бывает одного их вида. И получается, что удары клювом чаще раздают друг другу птицы низших рангов. Далее, на всех уровнях иерархии, как оказалось, имеются свои «симпатии» и «антипатии», что проявляется в необычно высоком или, наоборот, низком числе ударов клювом. Наконец, число ударов клювом может изменяться от недели к неделе в зависимости от разнообразных внешних условий.

Влияние условий эксперимента. Первичная агрессивность, возникающая при объединении птиц из разных групп, бывает весьма изменчивой. Сэнктъюери (1932), объединяя различные группы кур, показал, что чем больше чужаков ввести в группу, тем менее враждебно их встречают. Если объединить две приблизительно равные группы, то дело может обойтись без проявлений агрессивности. Гул и Олли (1944) показали, что при введении птицы в незнакомую группу ее иерархический ранг понижается, однако если она остается в этой новой группе, то с течением времени ее ранг в ней будет повышаться (фиг. 23). Многое зависит также *от самого экспериментатора,* от его способности поставить опыт, от методов, которыми он пользуется, от умения обращаться с животными и т. д. Все это служит одним из важных факторов

среды. Наконец, важно, где происходит эксперимент, особенно если его ставят не там, где обычно находятся животные (птичий двор, виварий и т. д.): некоторые животные, особенно дикие, плохо переносят перемену обстановки. Известно, что шансы на победу у птицы, если она находится на своей территории, весьма высоки, и даже у кур до некоторой степени наблюдается территориальность. Если убрать забор, разделяющий две группы



Фиг. 23. Различия в поведении цыплят при разных «социальных» воздействиях (по Гулу, 1958).

А — перевод в группу из изоляции; *Б* и *В* — перевод из одной группы в другую. Сплошная кривая — реакция угрозы; прерывистая кривая — удары клювом; крестики — драки; кружки — избегание. По оси абсцисс — возраст в неделях.

кур, то сначала они перемешаются и начнутся драки; однако затем каждая курица отступит на свой старый участок. Курица вполне определенно защищает окрестности места, где она устраивает гнездо (Вуд-Гаш, 1954).

Впрочем, изменение иерархического ранга может быть вызвано одними лишь психологическими факторами. Бухгольц продемонстрировал это на петухах, изолировав всех членов группы на месяц, с тем чтобы они «забыли» о своем иерархическом ранге. После этого он выпускал петуха, занимавшего в прежней иерархии самое низкое место, и подсаживал к нему курицу, которая быстро ему подчинялась. Вслед за этим в вольер выпускали петуха, который раньше стоял всего на одну ступень выше первого; он тоже подчинялся бывшей омеге. Постепенно Бухгольц таким же путем добился того, что этот петух стал доминирующим, причем вновь установившаяся иерархия оказалась очень устойчивой.

Однако изменения в иерархии могут зависеть также от *физиологического состояния* животных и от ритмов активности. У некото-

рых попугайчиков (*Melopsittacus*) в период размножения доминируют самцы, а в остальное время — самки. В смешанных группах, состоящих из самцов и самок, доминируют, как правило, самцы, однако у некоторых видов доминирующее положение занимают самки. Наконец, часто существует *параллельная иерархия* — одна среди самцов, другая среди самок. *Результат введения половых гормонов* наглядно показывает, сколь важно физиологическое состояние. На курах было показано, что парентеральное введение мужского полового гормона приводит к повышению ранга особи. Однако результат этот не так парадоксален, как может показаться: у кур, так же как и у самок других позвоночных, в норме секретируется не только женский, но и мужской половой гормон. В то же время введение *женского полового* гормона не сопровождается заметными последствиями; впрочем, не исключено, что после такой инъекции наблюдается некоторое понижение ранга (см. гл. «Гормоны и поведение»).

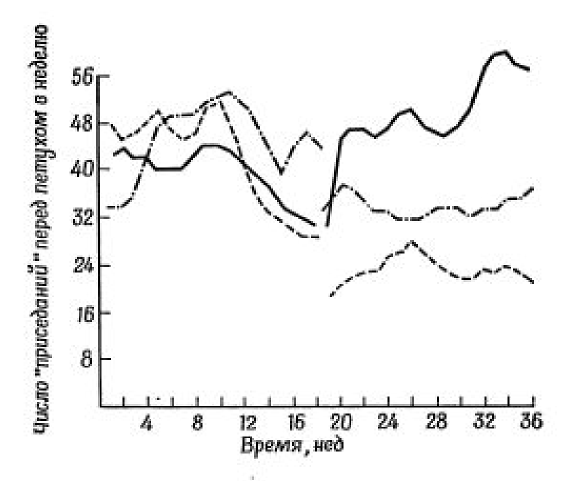
Социальная инерция. Этот термин, введенный Гулом (1958), означает некоторое замедление формирования новой иерархии у кур в возрасте от 8 до 13 недель, выросших вместе, при изменении состава группы. У кур, выращенных в изоляции и объединенных в группу в возрасте от 8 до 10 недель, такого отставания не наблюдается. Они сразу же начинают обмениваться ударами клюва, и уже через несколько часов иерархия в группе стабилизируется. Если курам, выросшим вместе в одной группе, вводить парентерально андроген, то это в определенной мере ускоряет формирование новой иерархии. В то же время когда в группу вводят новую курицу, выросшую в изоляции, то реакция на нее будет более выраженной, чем на курицу, выросшую в группе.

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ИЕРАРХИЯ

Петух альфа обычно спаривается со всеми курами и не дает спариваться другим петухам. Любопытно, что иногда делается исключение для петуха омега, который может даже отогнать альфу. Переводя все это на язык человеческих взаимоотношений, можно было бы сказать, что альфа принимает всерьез только достойных соперников, вроде петухов бета или гамма, омега же имеет столь низкий ранг, что его не стоит принимать в расчет.

Если петухов подсаживать в группу кур по одному, то корреляции между их иерархическим рангом и числом спариваний не наблюдается (Вуд-Гаш, 1957). В этом случае петухи низших и средних рангов, испытываемые по отдельности, проявляют вполне нормальную половую активность. Но если к курам подсадить *одновременно несколько петухов*, то число спариваний сразу же придет в соответствие с иерархической системой; господствующий петух будет всячески препятствовать спариванию петухов низших

рангов (Гул, Уоррéн, 1956). Среди кур наблюдается иная закономерность. *Куры более высоких рангов проявляют* меньше склонности приседать перед петухом, принимая позу, характерную для спаривания. Более того, Гул (1945) обнаружил, что между рангом курицы и такими показателями, как частота спариваний, число случаев, когда она принимает ухаживание самца, и число случаев, когда она приседает перед петухом, существует обратная зависимость. Далее Гул применил такой прием: кур разбивали на 3 группы



Фиг. 24. Влияние привычки к подчинению или доминированию на готовность спариваться.

После разбиения стада на группы (subflocking) по иерархическому признаку (в конце 18-й недели) доминирующие самки проявляют большую готовность к спариванию, чем подчиненные (по Гулу, 1950). Сплошная кривая — доминирующие куры; штрих-пунктирная кривая — куры промежуточных рангов; прерывистая кривая — куры низших рангов.

по их рангу (отдельно куры высокого ранга, среднего и низшего) и петухов выпускали по очереди в каждую группу (фиг. 24). Оказалось, что больше всего спариваний происходило в группе доминирующих кур. Следовательно, «интенсивность, с которой доминирующие куры проявляют свою власть» (Вуд-Гаш, 1958), препятствует их половой активности. Следует отметить, что среди петухов и кур довольно сильно распространен «гомосексуализм», причем птицы высших рангов пытаются спариться с подчиненными особями своего же пола. Гул обнаружил несколько неожиданное явление: оказалось, что куры низших рангов несут меньше яиц и позже достигают половой зрелости, чем куры более высоких рангов.

Гул (1941) утверждает, что если избавить подчиненных петухов от преследований доминирующего самца, то их половая актив-

ность все равно будет пониженной. По его мнению, в данном случае можно говорить о некой *психологической кастрации*. У галок же с момента «обручения» партнер, стоявший ниже на иерархической



Фиг. 25. Доминирование и размножение.

К курам с белым оперением подсадили трех петухов разных пород. На приводимом рисунке все черные цыплята произошли от петуха породы красный род-айленд, все заштрихованные — потомство петуха породы плимутрок и только один получен от петуха породы белый леггорн. Поскольку фертильность всех трех петухов одинакова, все, следовательно, определяется тем, что куры оказывали предпочтение петухам определенных пород (по Гулу, 1960).

лестнице, поднимается до уровня своего будущего супруга; остальные птицы это признают и быстро привыкают к новому положению.

ДОМИНИРОВАНИЕ В СМЕШАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Изучение кур различных пород, выращенных совместно, показывает, что леггорны, как правило, доминируют над другими породами, тогда как бентамки часто оказываются на низших

ступенях иерархической лестницы. Если, например, курица подчинялась нескольким леггорнам, то она убегает или принимает позу подчинения, как только завидит любую курицу этой породы. Очевидно, в данном случае имеет место *реакция не на особь, а на породу*.

ДОМИНИРОВАНИЕ У ДРУГИХ ВИДОВ ДОМАШНЕЙ ПТИЦЫ

Хэйл и Шейн (1962), исследуя поведение *индюков*, обнаружили, что число драк среди них возрастает между 3-м и 5-м месяцами жизни. Иерархия у самок довольно стабильна, у самцов же она весьма неустойчива. Число ударов, наносимых клювом, у разных пород различно. Имеется несколько работ по иерархии у уток, выполненных Олли и его сотрудниками (1947); существуют также исследования по голубям и канарейкам; изучение же иерархии у домашних гусей почти не проводилось.

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЙ СМЫСЛ ИЕРАРХИИ

Олли поставил вопрос: в каких группах особи развиваются лучше — в тех, где иерархия стабильна, или в тех, где она все время нарушается? Был проведен опыт, продолжавшийся 55 недель; он был поставлен на 49 курах. В трех группах, по 7 кур каждая, социальные отношения в течение опытного периода оставались постоянными. В одной группе, также из 7 кур, каждые два дня птиц заменяли другими, содержавшимися до того в изоляции. В остальных трех группах через каждые 2 дня заменяли одну из кур, причем замены были взаимными: курицу переводили из одной группы в другую, и наоборот. В тех группах, в которых ввиду частых замен иерархия не могла стабилизироваться, куры бóльшую часть времени проводили в драках и ели весьма мало. Напротив, в группах с устойчивой иерархией потребление корма было почти таким же, как и у изолированных кур, т. е. вполне удовлетворительным. В результате у изолированных кур и кур со стабильной иерархией отмечался прирост в весе, а в группах с неустойчивой организацией, напротив, отмечалась потеря веса. Добавим к этому, что в организованных группах удары клювом были значительно слабее, а число их заметно ниже. Несомненно, удары клювом заменялись очень слабыми, почти не воспринимаемыми наблюдателем сигналами.

ДОМИНИРОВАНИЕ У ДИКИХ ПТИЦ

Иногда у диких птиц устанавливается очень сложная иерархия, например «организованный деспотизм» семей. Дженкинс обнаружил семью белых гусей (*Anser coerulescens*), состоявшую из 4 особей, которая доминировала над парой гусей того же вида, двумя снежными гусями (*Chen hyperboreus*), 26 канадскими казарками (*Branta canadensis*) и несколькими утками разных видов, живущими поблизости! При этом между собой члены доминирующей семьи жили довольно дружно, не нападая друг на друга. Когда остальные кормились, один из самцов оставался на страже.

Скотт в 1942 году наблюдал очень сложную и весьма странную иерархию у шалфейного тетерева (*Centrocercus urophasianus*). В марте стаи этих птиц возвращаются с мест зимовки и собираются по нескольку сотен всегда на одних и тех же токовищах. Самки группируются на строго ограниченных площадках, и после демонстраций и неизбежных драк несколько самцов высших рангов образуют из них гарем. При этом в каждой группе у самцов устанавливается строгая иерархия: выделяется петух-вожак, спаривающийся с тремя четвертями самок, «второсортные» петухи, спаривающиеся с гораздо меньшим числом самок (10%), а также «сторожа», которым удается спариваться только с отдельными самками.

ИЕРАРХИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

МЫШИ

У мышей доминирующий самец проводит большую часть времени в одиночестве, не вступая в контакт со своими сородичами. Оказалось, что у мышей на «общественные» контакты приходится лишь 1,3% всего времени наблюдений (учитывались не только драки, но и активные контакты, иногда сопровождаемые более или менее выраженными позами угрозы). То же самое можно сказать о голубях, курах и шимпанзе. Приходится только удивляться, как быстро устанавливается иерархия, часто весьма и весьма сложная.

Очутившись в обширной выгородке, самец тотчас же принимается обследовать стенки и перегородки, а через какое-то время осмеливается дойти до середины. Все, что ему встречается на пути, он обследует сразу же или спустя некоторое время, избегая, однако, ящика, в котором сидит другая мышь. Через несколько дней он вполне осваивается, быстро прячется, если его потревожить, в коробку или другое выбранное заранее укрытие и даже начинает сооружать там что-то вроде гнезда. Если же в одну выгородку выпустить одновременно двух самцов, то, встретившись, они стремительно разбегутся. По мере того как они продолжают сталкиваться, в их поведении намечается некоторое различие: один из них перестает отступать и даже начинает принимать позу нападения. Если одна мышь уже предварительно ознакомилась с территорией, то она с самого начала будет проявлять враждебность к вновь подсаженной мыши. Самцы преследуют

подчиненных особей очень настойчиво, самки же прекращают преследование довольно быстро. Когда доминирующая мышь перемещается по площадке, подчиненная избегает ее; если же доминирующая мышь спит, то подчиненная смелеет, но приближаться к ее гнезду не рискует. При всем том подчиненная мышь обычно заводит свое собственное жилье; оно служит ей убежищем от преследований, и доминирующая мышь оставляет ее там в относительном покое. Подвергшись нападению в своем укрытии, мышь пищит и даже становится у входа в угрожающей позе. Это обычно останавливает преследователя, если только подчиненная мышь не перепутала и действительно спряталась в своем ящике (хотя по форме и внешнему виду оба жилища, на наш взгляд, выглядят совершенно одинаково).

Молодые самцы до двенадцатимесячного возраста не проявляют обычно агрессивности. В то же время взрослые мыши нападают на чужака всей семьей и так активно, что иногда возникает путаница: чужак уже скрылся, а возбужденные мыши продолжают драться между собой. Даже молодые мыши, еще не отходящие от родителей, и те выходят навстречу непрошеному гостю. Все вместе они вынуждают чужака отступить, но, столкнувшись с ним не на своей территории, сами поспешно убегают. Особенно агрессивно, даже по отношению к своим же самцам, ведут себя кормящие самки.

Нападение обычно начинается с первой же встречи, как только один из самцов отступит. Один вид убегающей мыши автоматически вызывает преследование. Самки в отличие от самцов обыкновенно не убегают, а прижимаются к полу и пищат, почувствовав укус; при этом нападение сразу же прекращается.

Ритуал подчинения. Преследуемая мышь через некоторое время поднимается на задние лапы и подставляет сопернику горло. Такое поведение в общем характерно для большинства животных, настойчиво преследуемых доминирующей особью. Лишенные по какой-либо причине возможности отступать дальше, они прибегают к «ритуалу подчинения». Этот ритуал заключается в том, что преследователю подставляются наиболее уязвимые части тела: у волков — шея, у белой лабораторной мыши — брюшко и т. д. Во всяком случае, так это представляется К. Лоренцу [1].

Иного мнения придерживаются Тинберген и Мойниген (1952). Они считают, что уязвимая часть подставляется случайно, при попытке подчиненного животного убежать; в этом случае оно, естественно, отворачивается от соперника, в результате чего цветные пятна и прочие характерные признаки, вид которых

[1] Эти представления Лоренца не подтвердились. Ни собаки, ни волки не подставляют для укусов шею (Schenkel R., Am. Zoologist, 7, № 2, 1967).— *Прим. ред.*

служил угрозой и вызывал нападение, исчезают из поля зрения соперника. Однако Моррис с этим не соглашается. Он считает, что во многих случаях дело не ограничивается одним лишь сокрытием от соперника наиболее возбуждающих участков, но что действительно существует особый ритуал, выражающийся в специальной позе, которая отличается от позы бегства. Можно предположить, что ритуал подчинения — это *последовательность поз, обратных позам угрозы*. К примеру, у многих рыб вертикальное положение тела головой вниз означает угрозу, а та же поза, но головой вверх выражает подчинение.

ИЕРАРХИЯ У КРЫС

Важно отметить, что у крыс никакой четкой линейной иерархии нет. Если крысы живут вместе с раннего возраста, то иерархии у них не устанавливается и никаких конфликтов не возникает. Однако между незнакомыми взрослыми самцами происходят драки, и у них устанавливается очень простая иерархия, состоящая всего из трех ступеней. На верхней находится крыса альфа, или скорее крысы альфа, так как в колонии всегда имеется несколько крыс, кормящихся и спаривающихся в первую очередь. На второй ступени находятся крысы бета. Эти крысы хоть и являются подчиненными, но, по всей видимости, хорошо приспосабливаются к своему положению, так как продолжают набирать вес. Наконец, остаются крысы омега, которых можно узнать по боязливости и по следам укусов, полученных от крыс альфа. Они теряют в весе и, если их не забрать из колонии, погибают. Прибавим к этому, что крысы альфа, как правило, заметно крупнее других крыс. При наблюдении колоний крыс в естественных условиях может создаться впечатление, что она состоит только из сильных крыс альфа и бета. Дело в том, что крысы омега обычно погибают или покидают колонию.

Колхаун помещал пищу в центре обширной огороженной площадки, на которой разместилась колония крыс. Крысы, жившие на периферии, имели очень ограниченный доступ к пище через немногочисленные отверстия в центральном ограждении. Оказалось, что крысы, живущие в центре, нападали на периферийных, когда те приходили кормиться, в результате чего смертность среди них возросла, а рост и плодовитость понизились.

Колебания численности популяций крыс могут определяться, кроме того, эффектом Кристиана (см. стр. 153), однако это не единственный фактор, поскольку иногда расширение зоны обитания сопровождается увеличением популяции крыс. Все же, как показал Барнет, расширение области обитания может произойти *прежде*, чем плотность популяции достигнет максимальной величины. Этот факт весьма любопытен и не имеет объяснения.

Мы уже говорили, что выросшие вместе крысы, достигнув зрелости, не дерутся друг с другом, крысы-самцы не нападают на самок, а самки не дерутся между собой. Если же на территорию, обжитую другими самцами, вторгается самец-чужак, то вероятность конфликта резко возрастает, и часто драки продолжаются до гибели одного из соперников. Самка ограничивается только защитой гнезда с детенышами, причем отец семейства не принимает в этом никакого участия. Некоторые самки с детенышами иногда позволяют другим крысам из колонии селиться в их гнездах.

Различными приемами можно добиться мира между самцами, например выращивая их совместно с раннего возраста или ссаживая в незнакомую клетку, но при этом обязательно *одновременно*: достаточно выпустить одного из них всего на 10 мин раньше другого, как он освоится и сразу же нападет на незнакомца. С помощью этих методов можно добиться мира даже в колониях, состоящих из *Rattus rattus* и *Rattus norvegicus*. В давно сложившейся колонии драки между самцами случаются крайне редко.

Между тем среди взрослых самцов в колониях крыс по неизвестным причинам наблюдается значительная смертность. В колониях, состоящих исключительно из самцов или из одних только самок, смертность очень незначительна. В смешанных же колониях, состоящих из самцов и самок, число смертей среди самцов возрастает; в то же время если содержать каждую пару изолированно, то этой закономерности не отмечается. Естественно, возникает вопрос, не дерутся ли самцы из-за самок. Но таких драк никто никогда у крыс не наблюдал (что разительно контрастирует с поведением некоторых других видов, например павианов). Когда у какой-нибудь самки наступает эструс, она спаривается с одним или несколькими самцами, между которыми не заметно никакой конкуренции; самка никому из них не отдает предпочтения. Когда течка у самки прекращается, самцы перестают обращать на нее внимание. Таким образом, до сих пор остается загадкой, чем вызвано увеличение смертности самцов.

Драки. По правде говоря, слово «драки» не совсем удачно, хотя бы потому, что крыса, очутившись в незнакомой обстановке, просто не защищается, когда на нее нападают. Нападающая крыса бросается на соперника, скрипя зубами и вздыбив шерсть; одновременно у нее происходит дефекация и мочеотделение. Скрипят зубами и другие грызуны, например морские свинки. Значение этого явления не ясно; если это сигнал нападения, то, во всяком случае, атакуемое животное он в бегство не обращает. Затем крыса принимает характерную угрожающую позу, выгнув спину, расставив все четыре лапы и повернувшись боком к атакуемой крысе. Она медленно, мелкими шажками обходит вокруг жертвы, а затем

резко бросается на нее и кусает, редко спереди, чаще за лапу, за хвост или ухо, нанося при этом быстрые удары задними лапами. Затем нападающая отскакивает назад и обе крысы или застывают с довольно растерянным видом, или принимают «позу боксера». Впрочем, в этих действиях не наблюдается абсолютно строгой последовательности.

Чем вызывается нападение? Об этом почти ничего не известно. Вероятно, одним из раздражителей, провоцирующих нападение, служит само по себе движение. Так, достаточно крысе, на которую напали, перестать шевелиться, и нападение обычно сразу прекращается. Размеры животных, по-видимому, роли не играют, так как крыса нападает и на мышей, и на маленьких птичек, оказавшихся в ее клетке. *Обонятельный фактор* также весьма существен. Судя по тому, что самцы по-разному реагируют на самку в период течки и в промежуточный период, нападают на взрослых самцов и не реагируют на детенышей, можно заключить, что имеется два рода запахов: одни характерны для возраста, а другие — для пола животного. Возможно, имеется еще специфический *запах колонии*, по которому самец отличает члена своего семейства от чужака. Этим, наверное, можно объяснить резкое усиление обнюхивающих движений в тех случаях, когда в колонию подсаживают незнакомую крысу. Различать этот запах крысы обучаются за очень короткое время (не в результате ли запечатления?).

Различие между белыми и дикими крысами. Все сказанное выше относится только к диким крысам. Белые лабораторные крысы несравненно менее воинственны, а их сражения напоминают игры молодых диких крыс. В то же время белые крысы довольно индифферентны и у них не наблюдается своеобразного *дружелюбия*, проявляемого дикими крысами к сородичам. Чужих крыс часто принимают в колонию без всяких драк, тем не менее у них, по крайней мере в первое время, отмечается замедление роста и увеличение надпочечников.

ИЕРАРХИЯ У ОБЕЗЬЯН

У различных видов обезьян доминирование выражается по-разному, и трудно сказать, какие типы доминирования характерны для низших обезьян, а какие — для антропоидов. Прежде всего, доминирование нельзя отождествлять с агрессией, и способы его выражения у разных видов могут существенно различаться, хотя случается, что эти различия почти неуловимы. Там, где доминирующей горилле достаточно легкого движения головы, павиан должен прибегать к преследованию и укусам. У павианов самцы господствуют над самками, так же как и у макак и горилл; самки же доминируют над молодняком.

Однако у некоторых видов макак доминирующим животным может быть, хотя и очень редко, самка (группа обезьян с Миноотани, Япония). У павианов наблюдается довольно стабильная иерархия линейного типа; наоборот, у шимпанзе доминирование устанавливается на уровне отдельных особей, без отчетливой иерархической системы. Иногда несколько самцов или даже самец и самка объединяются, чтобы главенствовать в группе.

«Агрессия» у обезьян — это не только драки, но и угрожающее поведение. Угрозы выражаются прежде всего различными *звуками*, репертуар которых у большинства видов хорошо изучен. В равной мере агрессия проявляется в виде жестов; часто при этом обезьяны бросают в сторону наблюдателя или соперника различные предметы: камни, листья, ветки, экскременты.

Макаки. Агрессия у разных видов макак проявляется весьма разнообразно. Обычно нападение сопровождается шумным преследованием, редко, впрочем, заканчивающимся серьезными ранениями. После того как определилось, кто доминирует, а кто подчиняется, подчиненное животное просто сходит с пути, по которому следует господствующая обезьяна, и на этом все кончается. *Случается, что два самца объединяются* и задирают «деспота», господствующего над каждым из них по отдельности.

Доминирующее животное проявляет агрессивность в том случае, когда возникает спор из-за самки в эструсе, когда на мать с детенышем нападает другая самка или когда дерутся молодые обезьяны. Известно, что у японских макак роль доминирующего животного облегчается тем, что господствующая обезьяна является детенышем доминирующей самки и привыкает господствовать с раннего детства. Впрочем, настоящих драк в стае не происходит даже при смене власти. По-видимому, молодой самец вытесняет старого вожака, с каждым разом все чаще и смелее угрожая ему. В конце концов тот без боя уступает свое место главаря стаи.

Зато *межгрупповая* агрессивность проявляется в довольно жестоких формах, и драки часто сопровождаются серьезными увечьями. Правда, бывает это только в том случае, когда подчиненная группа случайно натолкнется на доминирующую (обычно она ее тщательно избегает). Один из видов макак (*M. radiata*) отличается особым миролюбием; у них не возникает драк даже при встрече групп. Если такая встреча произойдет, самцы сближаются на несколько метров и некоторое время пристально наблюдают друг за другом, после чего каждый отступает к своей группе; на этом все и заканчивается.

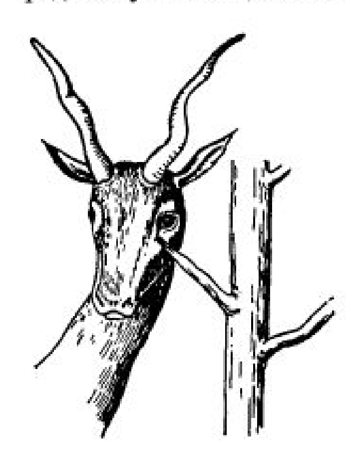
Павианы. У этих обезьян ритуал нападения очень сложен (Куммеру удалось насчитать в нем 18 различных элементов). Интересно отметить следующее. Принимая определенную позу в присутствии самца альфа, обезьяна может перенаправить его нападение на другую обезьяну, даже если ранг этой последней

выше, чем ее собственный. Следует особенно подчеркнуть, что *главные конфликты разрешаются если не при участии, то обязательно в присутствии самца альфа*. Добавим, что, когда одна обезьяна принимает угрожающую позу, остальные ей подражают. Случается, что наиболее старые самцы уходят и уводят с собой всю группу, за исключением самца альфа и нескольких неполовозрелых самок, которые остаются с ним.

Павианы, проявляющие в неволе агрессивность до конца жизни, в естественных условиях поддерживают иерархию, не прибегая к дракам.

Антропоиды. У шимпанзе групповые связи сравнительно слабы, а агрессивность и подчинение — явление довольно редкое. Гудолл, проводившая длительные наблюдения над ними в природных условиях, лишь несколько раз отмечала более или менее определенное проявление доминирования. Драк между самцами не бывает даже в присутствии самки в эструсе.

Гориллы тоже довольно миролюбивы. Холл считает, что отсутствие общественной организации в группах антропоидов делает их менее интересными, чем павианы, для сравнения с человеком. Он полагает, что антропоиды менее приспособлены к борьбе за существование.



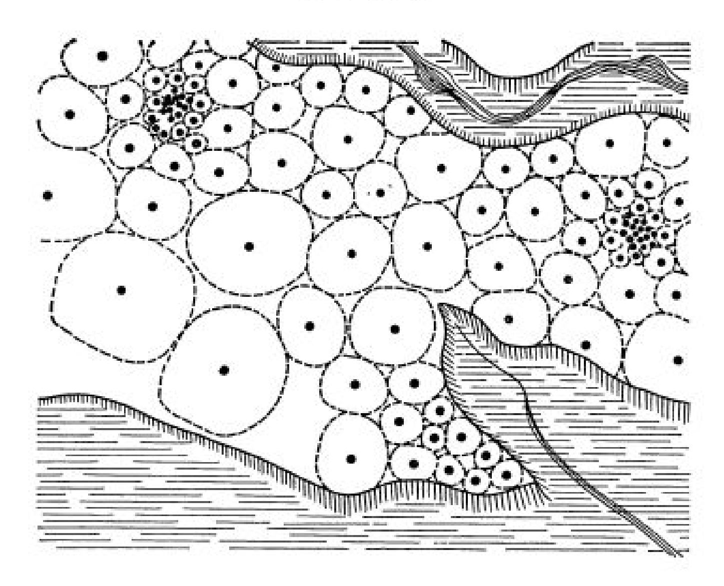
Фиг. 26. Антилопа метит веточку на границе своей территории выделениями глазничной железы (по Хедигеру).

ПОНЯТИЕ ТЕРРИТОРИИ

Многие животные, в особенности млекопитающие, птицы и рыбы, держатся в центре некоторого хорошо им известного участка, границы которого они ревностно охраняют и часто (особенно млекопитающие) маркируют выделениями пахучих желез (фиг. 26). Именно с этой целью собака так часто «поднимает ногу» около камней, у деревьев или даже около автомобиля, въехавшего на охраняемый ею двор. Вот почему, очутившись на чужой территории, собаки так внимательно все обнюхивают: если здесь есть отметины другого кобеля, то драка неизбежна и пришлая собака при этом окажется в подчиненном положении. Хозяин территории, как правило, ограничивается тем, что при виде чужака принимает угрожающую позу; этого бывает достаточно, чтобы тот поспешно отступил. Как показал Тинберген, такое же поведение встречается и у рыб (см. ниже).

Фиг. 27. Территория девяти различных групп павианов вблизи Найроби (по де Воре и Холлу, 1965).

Зоны с густой штриховкой, соответствуют центральному участку, на котором чаще всего находятся павианы. Эти зоны могут дублироваться. Здесь обычно расположены деревья для ночлега.

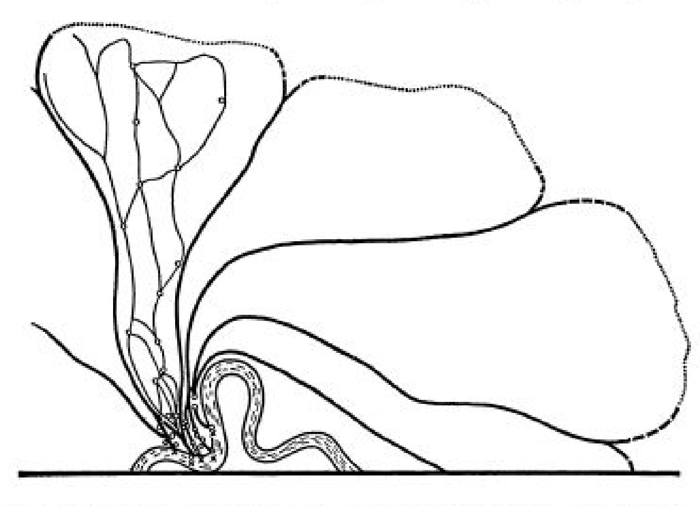


Фиг. 28. Территории болотного козла (*Adenota Kob Thomasi*) в Уганде.

Эта антилопа занимает более или менее обширные участки в зависимости от рельефа. Имеются участки, на которых происходит спаривание (плотно сгруппированные участки справа и слева), и территории, на которых самцы не спариваются с самками (по Лейтхольду, 1966).

Примеры истинной территориальности встречаются среди грызунов и хищников, а также у некоторых обезьян — ревунов (*Alouatta*), гиббонов, шимпанзе и др. Для видов, среди которых распространен половой промискуитет (беспорядочность половых отношений), нельзя говорить об индивидуальной территории; это понятие имеет смысл только в случае моногамных или полигамных видов (фиг. 27—29).

Территория у рыб. Формирование территориального сообщества начинается с того, что одна из рыб отделяется от стаи



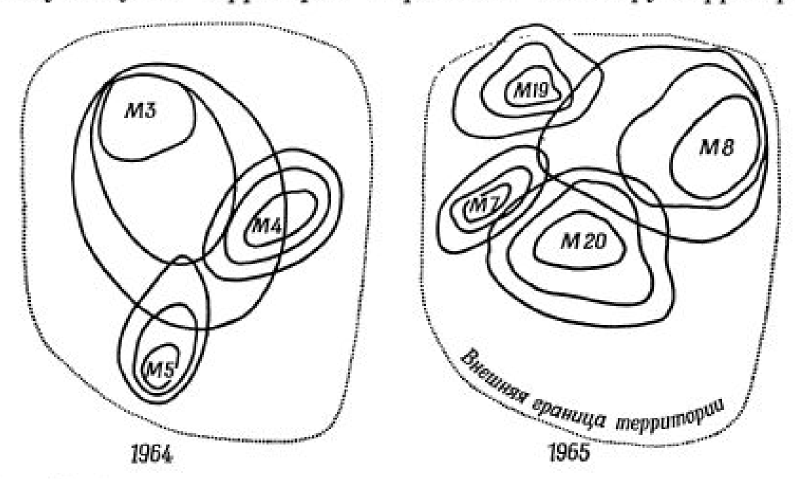
Фиг. 29. Территории гиппопотамов, имеющие грушевидную форму, сходятся в одну точку у водопоя.

Кружками отмечены места, в которых животные испражняются; тонкими линиями обозначены обычные пути переходов, жирными линиями — границы территорий.

и захватывает возможно большую территорию, а если удается, то и весь аквариум (см. выше.) Заметим, что рыбы, строящие гнездо на дне, особенно активно защищают основание столба воды над своими владениями, те же, что строят гнездо у поверхности, например лабиринтовые рыбы, особенно следят за верхней частью этого столба. Обычно «территориальное» поведение у рыб тесно связано с процессом размножения, и чаще всего икра остается «дома» вплоть до выведения мальков. Однако у цихлидовых рыб самка сразу же после оплодотворения уносит икру во рту за пределы индивидуального участка самца.

Когда весной самец колюшки впервые сталкивается на своей территории с другим самцом, он его немедленно атакует. Но встретив того же самца за пределами своего участка, он отступает. Это можно продемонстрировать в достаточно большом аквариуме,

в котором два самца могут облюбовать два отдельных участка. Если самца А и самца В заключить в стеклянную трубку и поставить ее на участок самца А, то он нападает на самца В; если же трубку поместить на участке, принадлежащем В, то все происходит наоборот. Обычно, однако, самцы добровольно не заплывают в глубь чужой территории. Стремление к выбору территории,



Фиг. 30. Разделение территории на первостепенные, второстепенные и третьестепенные участки у североамериканской птицы *Tympanuchus americanus* (М3, М4, М5 в 1964 году; М7, М8, М19, М20 в 1965 году).

«Первостепенный», «второстепенный» и т. д. означает относительную частоту токования самцов на соответствующих участках (по Робелю, 1966).

по крайней мере у колюшки, врожденное, но, кроме того, оно обусловлено системой ориентиров, которыми обычно пользуется рыба. Если передвинуть какой-нибудь привычный ориентир, то самцы меняют территорию; они могут и спонтанно сменять территорию в продолжение года. Драки и защита территории происходят только на определенных стадиях развития половых желез.

Любопытно, что реакция на муляжи может быть различной в зависимости от того, в какой зоне их предъявляют. Самец нападет на муляж, хоть сколько-нибудь напоминающий соперника, увидев его на своей территории, но обращается в бегство, встретившись с ним на чужой территории.

Территориальное поведение у птиц (фиг. 30). Песни птиц служат для защиты территории. Если самец зарянки залетает на чужой участок и начинает там петь, то это заставляет насторожиться хозяина участка; он ищет певца и старается оставить перо из грудки, заявляя таким образом свои права на этот участок и как бы приобретая моральное право напасть на пришельца.

Напротив, песня хозяина участка служит угрозой и предостережением возможному захватчику. Тинберген писал шутливо: «Необыкновенно интересно следить за энергичными реакциями птиц на скрытого от них певца. Те, кто нарушил границу, олицетворяют нечистую совесть; владелец же территории выражает законное негодование».

В основе территориального поведения лежит внутривидовая конкуренция. Обычно выбирает участок и привлекает самку более агрессивный самец (однако у некоторых птиц, например у куликов-плавунчиков, территорию выбирает самка). Часто бывает, что самка почти не знакома с территорией, границы которой знает и защищает самец; она может случайно зайти на чужую территорию и оставаться там, покуда ее не прогонит владелец.

Размеры территории бывают различны в зависимости от вида птиц; у некоторых птиц ее площадь может превышать 1 га, а у других она может ограничиваться небольшим участком в непосредственной близости от гнезда. Бывает и так, что гнездо расположено за пределами индивидуального участка или на его периферии. Наконец, птица владеет территорией довольно *длительное время*, в течение всего периода размножения. Бурльер классифицирует территории по тому, как они *используются*, на пять категорий:

1) территория для брачных танцев, гнездования и поиска пищи для птенцов и родителей в сезон размножения (воробьиные);
2) территория для брачных танцев и гнездования;
3) территория только для брачных танцев;
4) территория только для гнездования;
5) территория исключительно для зимовки или ночлега; никак не связана с размножением (воробьиные).

Территориальность не всегда исключает стадное поведение, хотя обычно эти две формы поведения не наблюдаются одновременно. У свиристелей в зимних стаях проявляется значительная связь между членами стаи. Во время размножения пары уединяются на своих территориях, но птицы, гнездящиеся в одном районе, кормятся вместе. На третий-четвертый день после того, как гнездо оставлено, молодые свиристели из окрестных гнезд собираются, образуя общую стаю.

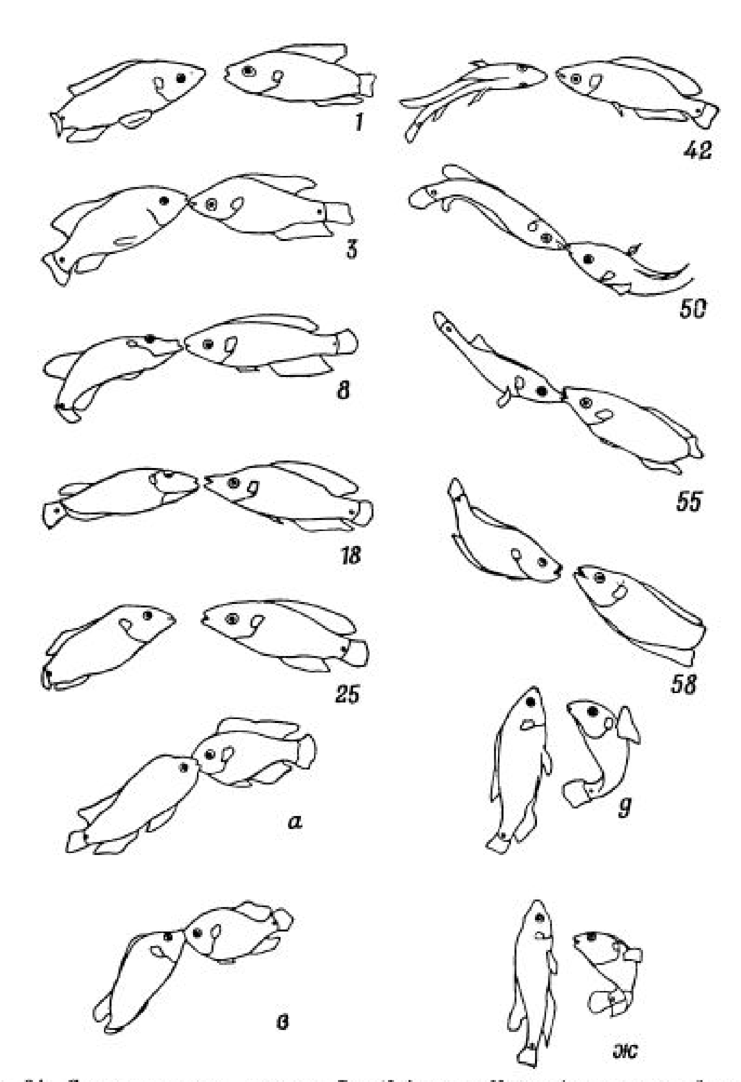
Совершенно иную картину можно наблюдать у различных видов птиц, гнездящихся бок о бок, образуя огромные колонии. В таких колониях зона вокруг гнезда, не превышающая нескольких десятков сантиметров, ревностно охраняется от вторжения сородичей. В этом случае нельзя говорить об общественной жизни в собственном смысле слова, хотя некоторые виды деятельности выглядят координированными (например, совместная защита от хищников у некоторых видов; см. ниже).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ОБ АГРЕССИИ И АГРЕССИВНОСТИ У ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ

Лоренц обратил внимание на то, что внутривидовая агрессивность редко приводит к серьезным ранениям. Известны только редкие исключения: Крамер сообщает, что у ящериц *Lacerta mellissensis* самцы довольно часто прокусывают затылок сопернику; известны также случаи смертельных поединков между самцами слонов. У костистых рыб развился и заместил драки *ритуал угрозы*, при котором соперники недвусмысленно демонстрируют «наиболее вооруженные» части тела. Этим обычно все и ограничивается. Если даже зубы и пускаются в ход, то *укусы очень редко приходятся на уязвимые места*. У рыб соперники пытаются укусить друг друга в пасть, но никогда в бок (хотя укусы в бок особенно опасны) (фиг. 31). У рыбы *Tilapia* соперничающие самцы плавают друг подле друга с широко раскрытой пастью, демонстрируя, что они действительно «вооружены до зубов». Другие цихлидовые рыбы также кусают друг друга в пасть; при этом они толкают друг друга, но не причиняют друг другу никакого вреда. Самцы ящериц *Lacerta agilis* сначала стоят бок о бок, причем их головы обращены в противоположные стороны; при этом каждый раздувается, чтобы выглядеть покрупнее, и демонстрирует сопернику резкую границу между зеленым боком и желтым брюшком. Через некоторое время самцы наклоняют головы, подставляя друг другу крепкие затылки, которые они иногда кусают. Но именно затылок, пожалуй, наименее уязвим у этих животных. Впрочем, кусает и старается трепать своего соперника более слабое животное. У других рептилий — гадюк и морских игуан — возникла церемония «противостояния», представляющая собой сложную систему толчков; при этом соперники не пускают в ход ни зубы, ни когти. У одного вида морских игуан (*Amblyrhynchus cristatus venustissima*) только однажды в год во время поисков места для откладки яиц самки могут драться всерьез, нанося друг другу глубокие раны своими острыми клыками.

Ритуальные (т. е. безопасные) сражения имеют смысл только в том случае, если побежденный помнит их исход так же хорошо, как если бы он серьезно пострадал. Приходится только поражаться тому, сколь длительно сохраняется подчинение, достигнутое без нанесения телесных повреждений.

Гораздо сложнее ситуация, когда партнеры, например самка и самец цихлидовых рыб, должны защищать свою территорию от сородичей и при этом не нападать друг на друга. Именно в этом случае возникает явление, которое этологи называют переадрессованной реакцией; мы уже говорили о нем, рассматривая иерархию у колюшки. У цихлидовых рыб драки между брачными партнерами предотвращаются за счет двух факторов. Первый из них —



Фиг. 31. Сражение двух самцов *Crenilabrus ocellatus* (по кадрам фильма). Самцы стремятся вцепиться друг другу в пасть — наименее уязвимую часть тела (по Фидлеру, 1964).

половое влечение, фактор достаточно хорошо известный. Второй фактор, более специальный,— это *взаимное привыкание партнеров*. Последнее возможно, если партнеры *способны распознавать друг друга*. Это помогает понять особое поведение цихлид, представляющее собой настоящий ритуал: самец бросается в сторону самки, демонстрируя ярко окрашенные бока, и даже несколько раз ударяет в ее направлении хвостом. Однако он *не останавливается* перед ней, как это бывает в случае настоящей угрозы, а проплывает к границе территории.

Драки у крупных млекопитающих. И здесь опять-таки, несмотря на то что некоторые млекопитающие располагают весьма грозным оружием, поведение по большей части направлено на то, чтобы избежать драк. Настоящие драки с серьезными ранениями, приводящими к гибели побежденного, наблюдаются только в тех случаях, когда размеры популяции превышают ресурсы среды. Верхейн наблюдал случаи драк со смертельным исходом у гиппопотамов на реке Семлики, где он насчитал 2087 животных на 32 км речного берега, т. е. один бегемот на каждые 15 м. Но даже и в этих случаях толстая шкура служит для них надежной защитой; к тому же раны у бегемотов заживают с поразительной быстротой. Напротив, в зоологических садах такие драки могут кончаться смертельным исходом. Следует особо подчеркнуть, что крысы, содержащиеся в клетках, во время драк гибнут не от ран, которые обычно несерьезны, а от сильного эмоционального «стресса», вызванного тем, что крыса не может убежать от преследователя. У морских слонов настоящие драки происходят только тогда, когда чужак нападает на доминирующего самца. В этом случае противники мощными передними клыками наносят друг другу удары в шею, и у старых животных шея часто покрыта огромными шрамами. Но и тут по-настоящему серьезные ранения весьма редки, так как драки заканчиваются очень быстро, а побежденного преследуют только до границы территории. К тому же у морских слонов, как и у бегемотов, раны легко заживают. У моржей и морских львов, сражающихся за территорию, бои бывают яростными, но также непродолжительными. Морские львы ограничиваются тем, что толкают друг друга и рычат, не нанося друг другу серьезных увечий.

У животных стремление нанести «смертельный удар», который определил бы победу, сильно подавлено, и неизвестно, врожденное это «табу» или приобретенное.

Зависимость агрессивности от голода и жажды. Скотт показал, что в стаде коз задержка раздачи корма приводит к увеличению числа драк. При этом животные низших рангов чаще подвергаются нападению. Напротив, когда пищи вдоволь, и особенно если она разбросана в разных местах, чтобы избежать скопления животных, драк не бывает и признаков существования иерархии не заметно.

У мышей же агрессивность не связана с голодом и жаждой (Гинзбург и Олли, 1962). Если систематически лишать доминирующего самца пищи, содержащей витамин В, то это до тех пор не вызовет снижения ранга, пока животное не достигнет последней стадии авитаминоза.

Случаи столкновения различных побуждений — довольно обычное явление у птиц. Например, у скворцов голод ослабляет стремление избегать господствующего самца. Конфликт между агрессивностью и половым «притяжением» приводит к хорошо известному явлению *смещенной активности* [1].

Агрессивность, а следовательно, и иерархия зависят от *наследственности* (хороший пример — фокстерьеры и боевые петухи). Гул, Крег и Мюллер (1960) попытались вывести две линии кур леггорнов, одну высокого, а другую низкого иерархического ранга. Достоверное различие было получено уже в четвертом поколении. Колхаун начал работать с линиями мышей DBA-2 и C57BL/10.

Для животных линии DBA-2 характерен высокий процент случаев рака молочной железы и повышенная склонность к аудиогенной эпилепсии. У мышей C57BL/10 этого не наблюдается. Животных обеих линий выращивали в небольших клетках, обыкновенно используемых в винариях. Колхаун (1956) помещал их на площадке 17 $м^2$, после чего мыши линии DBA-2 начинали проявлять повышенную агрессивность, тогда как C57BL/10 были менее агрессивны. Таким образом, внешняя среда по-разному влияет на агрессивность разных генетических линий.

Патология и физиология агрессии. Агрессивность в большой мере зависит от функции надпочечников, причем роль коры и мозгового вещества надпочечников одинаково значительна. В частности, имеются некоторые данные, говорящие о том, что состояние тревоги сопровождается избыточным выделением норадреналина, тогда как состояние агрессивности, напротив,— выделением адреналина (Функельстайн, Гринблатт, Соломон, 1952). Концентрация норадреналина, а также адреналина в гипоталамусе очень высока, и вполне возможно, что этот отдел мозга играет важную роль в определении агрессивности. В экспериментах на кроликах было показано, что резерпин оказывает успокаивающее действие, снижая уровень норадреналина в ткани мозга; снижается также уровень допамина — другого катехоламина, содержание которого каким-то образом связано с состоянием агрессивности.

По данным Элмаджана (1959), который сравнивал содержание норадреналина и адреналина в моче у хоккеистов, у нападающих

[1] Смещенной активностью этологи называют неадекватные движения, которые замещают движения, обычные для данной ситуации.— *Прим. ред.*

содержание норадреналина в моче было выше, чем у вратаря, у которого в моче было больше адреналина. У боксеров, волнующихся перед боем, в моче оказалось больше адреналина, а после боя — норадреналина. В то же время фон Эйлер (1956) обнаружил, что у животных более агрессивных видов, например у кошачьих, содержание норадреналина в надпочечниках выше, чем у таких неагрессивных животных, как кролики.

Следует отметить, что повышенная секреция катехоламинов — явление, специфически характеризующее эмоциональные состояния; например, при усиленной физической нагрузке секреция катехоламинов не возрастает.

Гормоны коры надпочечников также вызывают эмоциональные сдвиги. Содержание кортикостероидов в моче сильно изменяется в ситуациях вроде тех, которые исследовал Элмаджан (1955) у участников войны в Корее. Раней и Голдштейн (1957) считают, что кортикостероиды и адреналин функционируют в организме в биологическом единстве, а реакции различных органов и тканей на эти две группы веществ очень схожи.

Что касается *центральной нервной системы*, то локальное электрическое раздражение дает слишком разнородные результаты у разных видов животных. Раздражение некоторых вполне определенных точек лимбической системы превращает самое спокойное и миролюбивое животное в разъяренное чудовище. Бард (1928) показал, что каудальная часть гипоталамуса кошки связана с состоянием агрессии; при раздражении этого участка кошка проявляет все признаки сильной ярости [1], хотя, с другой стороны, может начать пить молоко. У человека поражения лимбической системы сопровождаются усилением раздражительности. В то же время, как показал Джейкобсен (1936), рассечение лобных долей у шимпанзе делает их более спокойными в «фрустрационных» [2] ситуациях и подавляет развитие экспериментальных неврозов. Такая же операция у человека сильно снижает беспокойство и ослабляет агрессивность, особенно если она направлена не на других, а на самого себя.

Добавим, наконец, что перенаправленность агрессии на ни в чем не повинное существо или неодушевленный предмет во время приступа ярости хорошо изучена как у человека, так и у животных (переадрессованная реакция).

---

[1] Агрессивная реакция связана с латеральным гипоталамусом, миндалевидным ядром, всем эфферентным путем (stria terminalis), идущим от этого ядра к гипоталамусу и среднему мозгу. Раздражение серого вещества среднего мозга также вызывает реакцию агрессии у кошек.— *Прим. ред.*

[2] *Фрустрация* — термин, принятый в психологии; он означает напряжение, возникающее в результате невозможности выполнить какое-либо желание.— *Прим. перев.*

ОРГАНИЗАЦИЯ ГРУППЫ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Следует отличать семью в строгом смысле слова (главным образом *моногамную*) от семейных сообществ, обычно состоящих из полигамных семей. У позвоночных могут встречаться как тот, так и другой случаи.

МОНОГАМНАЯ СЕМЬЯ У ПТИЦ И РЫБ

По Питерсу, следует различать семьи материнского, смешанного и отцовского типа (когда соответственно только мать, оба родителя или один отец занимаются выведением потомства и заботятся о детенышах). Школа объективистов тщательно изучала организацию семьи у цихлидовых рыб. У некоторых видов самки держат икру во рту вплоть до выхода мальков; выметав икру, они сразу же прогоняют самца, который в выведении молоди не принимает никакого участия. Примером семьи отцовского типа может служить рассмотренный нами случай с колюшкой. Наконец, у некоторых цихлидовых рыб встречается семья смешанного типа. В семье *материнского типа* молодь проявляет к матери живой интерес; в семье *отцовского типа* отец присматривает за мальками лишь до тех пор, пока те остаются в гнезде; мальки же не только не ищут отца, но, наоборот, при виде его разбегаются, и самцу лишь с большим трудом удается их собрать. Подрастая, мальки перестают ему подчиняться. У некоторых птиц, например у куликов-плавунчиков *Phalaropus*, насиживает яйца и заботится о птенцах самец, а демонстрирует брачный убор из ярких перьев в брачный сезон самка. Наконец, в *смешанных семьях* родители ведут себя примерно одинаково и попеременно следят за детенышами, хотя самец все же чаще оказывается на границах территории, сторожа приближение возможной опасности.

СЕМЕЙНЫЕ СООБЩЕСТВА У ПТИЦ

«Общественные» птицы. У американских кукушек (Crotophaginae) встречаются все переходные формы организации от одиночной семейной группы до истинного сообщества. Один из видов, гуйра (*Guira guira*), образует стаи, состоящие из моногамных пар, которые обычно и день и ночь проводят вместе.

С наступлением периода размножения либо каждая пара строит индивидуальное гнездо, либо все вместе строят одно общее гнездо, куда самки откладывают яйца. Например, у *Crotophaga major* и гнездо и территория всегда общие; личинкоеды ани (*Crotophaga ani*) также строят гнездо сообща и вместе защищают территорию. Птенцы не расстаются с родителями до появления сле-

дующего выводка и иногда помогают им выращивать новых птенцов. У этих птиц в добывании пищи и насиживании яиц участвуют все члены колонии; среди них не заметно какой-либо иерархии и не исключена полигамия.

Столь же интересны, но, к сожалению, также мало изучены южноафриканские общественные ткачи. Они сооружают из переплетенных веточек гигантское гнездо, имеющее несколько метров в окружности. Но, вероятно, под общей крышеподобной надстройкой у каждой пары имеется свой собственный «угол». Гнездовой участок общественные ткачи защищают сообща и все вместе занимаются постройкой и ремонтом гнезда.

Гораздо лучше изучены буйволовые птицы *Bubalornis* (Сенегал). Эти птицы целый день летают стаями в поисках корма и на гнездо возвращаются только ночью. Многочисленные индивидуальные гнезда расположены под общим навесом и являются объектом защиты только в период размножения. И хотя драки между самцами вспыхивают часто, но служат они, вероятнее всего, для поддержания или изменения иерархии. Сама постройка представляет собой переплетение веточек акации и терновника, охватывающих одну большую ветвь акации, поддерживающую все сооружение. Отверстия индивидуальных гнезд расположены снизу; колючки выведены наружу или пригнуты параллельно полости гнезда, так чтобы птица не поранилась; внутри гнездо выстлано травой и листьями. Самец и самка строят гнездо сообща, но о сотрудничестве более высокого порядка между семьями при возведении общей постройки ничего не известно.

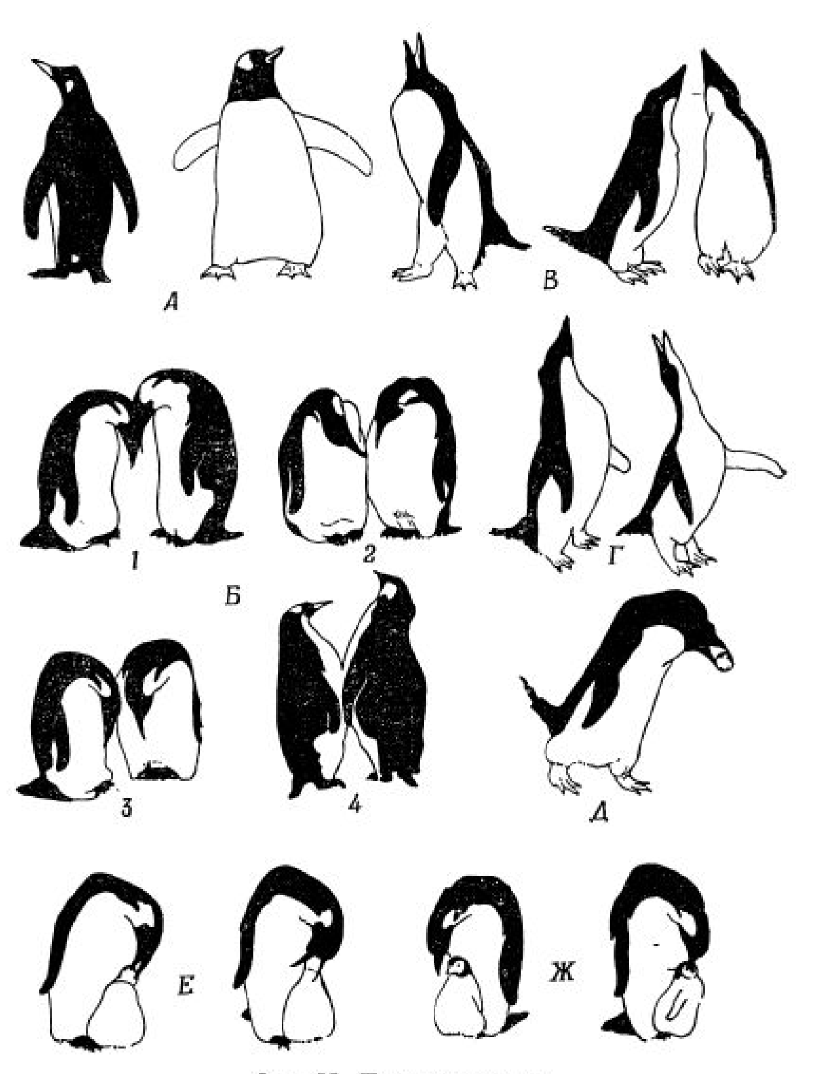
Певчие птицы. Это по преимуществу дневные очень подвижные зерноядные или насекомоядные птицы. В период размножения у них сильно выражено территориальное поведение. *Агрессивное поведение* ограничивается позами угрозы и специальными песнями. *Ухаживают* они только в период размножения; о птенцах заботятся и самец и самка. К концу периода размножения семья распадается; в это время иногда образуются группы птиц одного возраста или пола. У певчих птиц *преобладают реакции на простые релизеры*, а обучение у них играет незначительную роль. Отличать своих птенцов от чужих они не могут, да в этом и нет необходимости, так как чужаков на свой участок они не допускают. Родители положительно реагируют на довольно грубые муляжи птенцов или яиц. Именно в гнезда этих птиц подбрасывают свои яйца кукушки.

Морские птицы. Они кормятся обычно стаями на берегу или в открытом море. В то же время участок, который они охраняют в период размножения, очень мал. Корм птенцу носят оба родителя, но как только он сам начинает добывать пищу, его сразу же покидают. Спаривание происходит не в гнезде; гнездовой участок очень невелик, как мы уже сказали, но ревностно охраняется. Как и у певчих птиц, самец по внешнему виду почти не отличается от самки, так что их часто невозможно различить. Птенцы и родители *прекрасно узнают друг друга*, что является лишь одним из проявлений общей способности к распознаванию, столь часто встречающейся у птиц вообще.

Важное отличие морских птиц от певчих состоит в полном разделении обязанностей по уходу за птенцами и добыванию корма (корм добывается за пределами гнездового участка). Кроме того, *церемонии ухаживания* у них сохраняются на все время выращивания птенцов. Отчетливо выражен у них эффект группы: в малых колониях птицы развиваются хуже, чем в больших, из-за недостатка групповых раздражителей.

Императорские пингвины (фиг. 32). Новейшими данными по общественной организации у императорских пингвинов в Антарктиде мы обязаны исследованиям Сапен-Жалюстра и Прево. Оказалось, что, хотя эти птицы и не делают никаких построек, у них имеется весьма развитая общественная организация. Известна удивительная особенность этих птиц: они насиживают яйца во время самых свирепых морозов. Колония формируется в начале зимы; птицы, нагулявшие за лето толстый слой жира, могут весить более 40 кг. Спариванию предшествует довольно сложный ритуал; инициаторами драк обычно бывают самки, оспаривающие друг у друга одного самца. Супруги соблюдают верность в продолжение всего брачного периода. Прогуливаясь по колонии, они всегда следуют друг за другом, и самка старается держаться поближе к своему партнеру, как бы опасаясь его потерять. Во время спаривания самка ложится на лед, самец неуклюже взбирается на нее и оплодотворяет. Вокруг собирается множество любопытных, и присутствующие поблизости самцы также пытаются завладеть этой самкой. Яйцо откладывается через два месяца. С самого начала яйцо насиживает самец, положив его на лапы, так чтобы оно не прикасалось ко льду. Высиживание продолжается два месяца, и все это время самцы ничего не едят. Часто, особенно в плохую погоду, самцы сбиваются в тесную кучу спинами наружу, образуя так называемую «черепаху». Температура птицы в «черепахе» значительно ниже, чем у стоящего отдельно пингвина; таким образом, можно говорить здесь о специальном механизме терморегуляции, за счет которого достигается более экономичное расходование жировых отложений. Изолированный пингвин теряет в весе ежедневно в два раза больше, чем пингвин, находящийся в «черепахе».

В начале июля, пробыв два месяца в море, возвращаются самки и обычно находят своих супругов. Самка принимает на себя все дальнейшие заботы о яйце или пингвиненке, а самец отправляется подкормиться в море. С появлением птенцов начинаются жестокие ссоры: холостые взрослые птицы и те, кто потерял



Фиг. 32. Позы пингвинов.

А — при ходьбе (справа кричащий пингвин); *Б* — императорский пингвин (*1—4* — различные позы во время брачных церемоний, по Прево); *В* — «заточка клюва» у пингвинов (по Сапен-Жалюстру); два пингвина трутся клювами, как бы намереваясь отточить их; *Г* — поза «экстаза» (по Сапен-Жалюстру и Рихдалю); *Д* — пингвин, несущий камень в свое гнездо (Сапен-Жалюстр); *Е*, *Ж* — кормление пингвинят (по Сапен-Жалюстру).

птенца, затевают свирепые драки, стремясь заполучить чужого.

Птенца кормят попеременно отец и мать; в море пингвиненок отправляется довольно поздно, не раньше чем наберет в весе 10...15 кг (вылупившийся из яйца птенец весит 300 г).

Наземные птицы. Эти птицы резко отличаются от рассмотренных выше тем, что не имеют определенного гнездового участка. Объясняется это большей подвижностью птиц, перемещающихся главным образом по земле. Самцы великолепно расцвечены (самое яркое оперение из всех птиц) и очень агрессивны. Их сопровождает гарем из самок, за которыми следуют цыплята, очень быстро созревающие и часто способные бегать за матерью почти сразу же после вылупления. *Доминирование и иерархия*, особенно среди самцов, у этих птиц часто развиты в самой высокой степени. Птенцами занимаются только самки. Птенцы и родители прекрасно распознают друг друга, как, впрочем, и взрослые птицы. Колонии этих птиц очень замкнуты (см. ниже, критерии Ле Масна) и отношение к чужакам крайне неприязненное.

Стимулирующее влияние группы. Если эффект группы реально существует (см. стр. 139), то, каков бы ни был его механизм, он, очевидно, должен особенно отчетливо проявляться у морских птиц, живущих огромными скоплениями. И действительно, у них обнаружена стимуляция половой активности, вызванная, несомненно, жизнью в группе. У самцов и самок чаек одни только брачные демонстрации ускоряют наступление момента спаривания и откладывания яиц. В больших колониях откладка яиц начинается раньше, чем в малочисленных, а *в центре колонии раньше, чем на периферии*.

У крохалей (*Mergus cucullatus*) брачные демонстрации стимулируют самку только в том случае, если их выполняют *по меньшей мере два самца одновременно*; одиночный самец успеха не добьется (см. также стр. 150).

Формы связи. Там, где речь шла о территории, мы уже говорили о *пении птиц*. Это очень сложная форма связи, и я не уверен, что ее роль, например, в крупных колониях птиц нам до конца известна. Иногда можно услышать, как два певца в такой колонии поют дуэтом. Чем вызвано такое поведение, нам совершенно неизвестно. С другой стороны, мы знаем, что у соловьев часть репертуара не врожденная и что они обучаются пению; и если птицы живут в изолированной роще, то образуется настоящая школа вокала, сохраняющая определенные характерные традиции на протяжении многих поколений.

Отношение к раненым и к особям с отклонениями от нормы. Некоторые птицы не только не оказывают помощи раненым, но добивают и пожирают их. Пингвинов раненые сородичи не интересуют. Вороны и сороки с особым криком, собирающим

всю стаю, летят на помощь пострадавшим. Чайки приходят на помощь даже бывшему противнику, тогда как для ворон это не характерно. Если раненая птица бьется, сойки, а также многие другие птицы проявляют сильное волнение; если птица неподвижна, то они осторожно кружат над ней. Крачки с криком носятся над бьющейся птицей, но если она не шевелится, они летают над ней в молчании, а затем разлетаются в разные стороны; если же она сильно запачкана кровью, ее добивают. У серебристых чаек смерть одной птицы заставляет всю стаю бесшумно рассеяться. Галки, не досчитавшись кого-нибудь из своих, приходят в сильнейшее волнение; в таких случаях они набрасываются на любое животное, уносящее любой черный предмет, и даже на своих сородичей, если им в этот момент случится держать в клюве черное перо. В то же время можно спокойно вынуть из гнезда еще неоперившихся птенцов, не вызвав у галок никакой реакции. Крачки нападают на хищника, как только он очутится вблизи их колонии, а корморан выжидает до тех пор, пока на него не нападут.

К птицам, имеющим какие-либо отклонения от нормы, отношение у разных видов разное. Пингвины, например, нападают на особей, значительно отличающихся по внешнему виду от остальных; напротив, у других птиц самки-альбиносы вызывают повышенный интерес самцов.

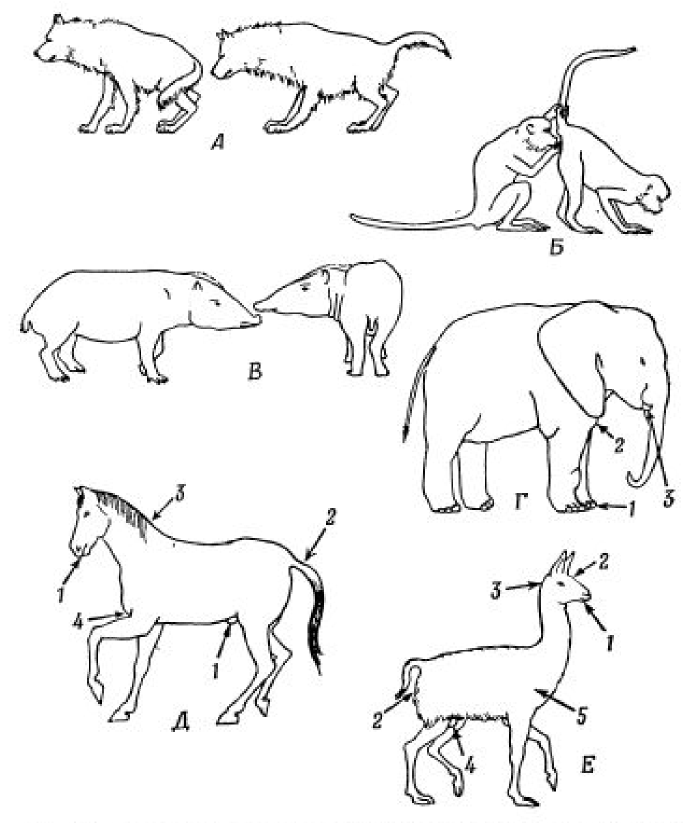
Межвидовые связи. Птицы, заботясь о своей безопасности (как считает Мэйо, хотя это не доказано), при устройстве гнезда выбирают иногда самых странных соседей. Мелкие птицы из отряда воробьиных часто гнездятся в стенках гнезд орлов и грифов, а иногда даже и в самом гнезде (ни орлы, ни грифы не едят этих птиц). Певчие дрозды не только не боятся соседства соколов, но даже ищут его. Известно, что жилище человека привлекает аистов и ласточек. Но еще более поразительными бывают взаимоотношения птиц и очень агрессивных насекомых. Некоторые азиатские виды птиц устраивают гнезда прямо в муравейниках, причем пользуются в них не только кровом, но и кормом. А между тем к другим животным эти муравьи совершенно нетерпимы. По данным Мэйо, многие птицы постоянно гнездятся среди ос, а бывает и наоборот — осы поселяются в только что построенном птичьем гнезде (например, в гнездах ткачика *Ploceus sakalava*, обитающего на Мадагаскаре), и соседство это носит самый мирный характер.

В Австралии пять видов мухоловок из рода *Gerygona* ищут гнезда ос и селятся с ними бок о бок, причем это сожительство протекает без каких-либо осложнений. Южноафриканская птица из рода *Symallaxis* поступает точно так же, но вдобавок привешивает к своему гнезду кусок змеиной выползки. *Sitagra cucullatus*, обитающая в Западной Африке, гнездится на жилищах

человека или около гнезд хищных птиц, а на Гаити, куда она проникла триста лет назад, живет вместе с осами.

ПОЛИГАМНЫЕ ИЛИ СМЕШАННЫЕ СООБЩЕСТВА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У млекопитающих, как считает Питерс, встречаются все виды сообществ: «Сообщество может представлять собой настоящую полигамную семью, в которой имеется только один взрослый самец (гуанако, лама-викунья); это наиболее редкий случай. Оно может состоять из самок с детенышами и держащихся отдельно взрослых самцов; этот случай распространен шире. Оно может



Фиг. 33. «Ритуал встречи» у различных млекопитающих (по Шлёту).

А — назо-анальный тип (волк, собака); *Б* — назо-генитальный тип (макака); *В* — назо-назальный тип (тапир); *Г* — точки, которые при встрече последовательно обнюхивают африканские слоны; *Д* — соответствующие точки у лошади; *Е* — то же у ламы.

представлять собой объединение небольших полигамных семей; в этом случае лишние молодые самцы устраиваются поблизости, хотя и продолжают состоять в стаде (такую организацию можно встретить у тюленей и диких лошадей). Наконец, существуют сообщества, в которых животные обоих полов живут вместе, несмотря на существование полигамии, как это наблюдается у слонов и обезьян». Я кратко изложу несколько заимствованных у Пикара примеров, иллюстрирующих различные типы сообществ. У полигамных гуанако и ламы-викуньи происходят драки между несколькими самцами. Более слабый принужден жить в одиночку, а победитель завладевает всеми самками. Семья состоит из самца, нескольких самок и детенышей разного возраста. По такому же типу организовано сообщество торпанов — диких лошадей Монголии. Многочисленный табун состоит из нескольких семей, возглавляемых жеребцом, за которым следует несколько самок (всегда одних и тех же). Он не дает им разбредаться, а в случае опасности защищает. Изгоняемые взрослыми лошадьми молодые самцы образуют поодаль небольшие группы, но всегда следуют за основным табуном (который может насчитывать до нескольких сотен голов). Такой же тип организации можно наблюдать и у тюленей, у которых множество полигамных семей, возглавляемых старыми самцами, образует на лежбищах огромные стада.

Сообщества из самок и молодняка. Такая организация широко распространена. Самцы держатся поодаль, ведут одиночную жизнь и приближаются к группе только в брачный сезон.

Смешанные сообщества. У слонов и обезьян самцы, самки и молодняк живут все вместе. Стадо возглавляет один из самых сильных самцов. Для этих сообществ характерны два признака:

1) животное, изолированное от сообщества, стремится вновь к нему присоединиться, и сородичи его узнают; наоборот, из чужих групп его изгоняют;

2) эти сообщества долговечны и еще больше укрепляются за счет молодняка, остающегося, как правило, в родной группе.

СЛОНЫ

У африканских слонов общественная организация очень сильна. Некогда их стада насчитывали по нескольку сотен голов. Обычно стадо состоит из самок с детенышами; взрослые самцы живут поблизости на четко разграниченных территориях, куда во время брачного сезона привлекают слоних. С наступлением родов самка уединяется. Детеныши долго сопровождают мать даже после рождения следующего слоненка. Общественные связи в таких группах очень сильны; отмечались даже почти не вызывающие сомнения случаи взаимопомощи. Слоны проявляют сильную привязанность к некоторым определенным местам: грязевым ваннам, термитникам, о которые они трутся, и т. д.

ОБЕЗЬЯНЫ

У обезьян, как и у слонов, сильно развита общественная организация. Харлоу показал, что при обучении один только вид другой обезьяны может служить достаточным подкреплением. В естественных условиях даже больные и раненые животные прилагают все усилия, чтобы не отстать от стаи. Имеются даже сведения, что резусы, которым не удалось примкнуть к своим сородичам, объединялись с лангурами.

Шимпанзе. В сообщества шимпанзе входят, как правило, от 4 до 14 особей, несомненно образующих полигамную семью. Один из самцов доминирует над несколькими самцами более низких рангов и самками с их детенышами. Одиночный шимпанзе — большая редкость; обычно это или больное, или старое животное.

Группы шимпанзе живут в джунглях на строго определенных участках, где каждый вечер устраивают гнезда из листьев.

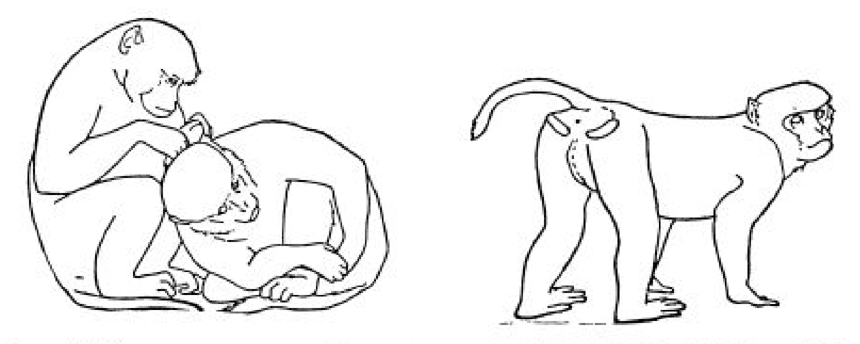
Мясную пищу в рацион включают иногда и павианы, *но только шимпанзе регулярно охотятся, добывая мясо.* Гудолл (1965) наблюдала, как, собравшись вокруг самца, раздиравшего добычу, каждый тянулся за своей долей. Шимпанзе охотятся даже на других обезьян, например на мартышек. Более того, шимпанзе, по-видимому, единственное животное, которое в естественных условиях регулярно пользуется орудиями. Они употребляют прутики, чтобы раскапывать отверстия термитников, просовывают их в пчелиные гнезда и, вытащив, облизывают. Они могут также разбивать камнями орехи.

Вопросу *о средствах общения* у обезьян посвящен обзор Марлера (1965). Оказалось, что средства связи у них довольно сложны: сигналы подаются криками, жестами и т. д. и могут быть более или менее отчетливыми в зависимости от вида. Одно из следствий наличия такой связи — существование *общественного обучения.* Гудолл видела, как молодые шимпанзе обучались ловить термитов с помощью соломинки (одновременно путем наблюдения и тренировки). Павианы, которые часто оказывались рядом во время этой операции и внимательно наблюдали за действиями шимпанзе, тем не менее выучиться не могли, хотя очень любят лакомиться термитами.

Шимпанзе — необыкновенно шумные животные, самые шумные среди обезьян, и кричат они почти все время, особенно когда обнаружат обильный корм. Возможно, эти крики служат сигналами, предупреждающими другие группы, тем более что группы перекликаются, как это наблюдается и у собак. Позы доминиро-

вания очень разнообразны, но иногда трудноразличимы, так как нисколько не напоминают настоящую драку.

Современные методы изучения приматов требуют продолжительного наблюдения за ними в природных условиях в непосредственной близости от животных. Считается, что для получения приемлемых результатов необходимо не менее 1000 ч наблюдений. Это обязательное условие, поскольку различные формы поведения, например ловлю термитов с помощью соломинки, которую шимпанзе засовывают в ходы термитника, можно наблюдать только в определенное время года. Кроме того, требуется довольно много

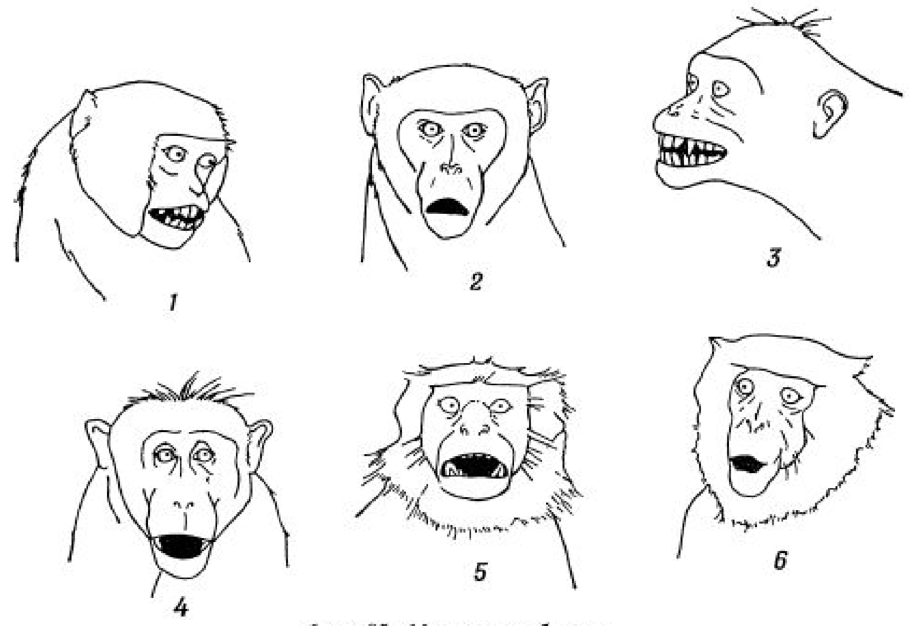


Фиг. 34. Слева — церемония вычесывания у макак-резусов; справа — поза «подставления» самки (по Альтманну, 1962).

времени, чтобы шимпанзе привыкли к наблюдателю. Гудолл сообщала, что по прошествии 8 месяцев ее шимпанзе позволяли приближаться к ним не более чем на 50 м и только под прикрытием леса. На 14-й месяц это расстояние сократилось до 10...15 м.

Макаки (фиг. 34 и 35). В естественных условиях макаки (*Macaca resus* и *M. mulatta*) образуют стаи из 20...150 особей; живут они обычно на деревьях, но часто спускаются на землю в джунглях или открытых местах. В основном они питаются растительной пищей, но в их рацион входят также насекомые, птичьи яйца и даже мелкие животные. Каждая обезьяна живет сама по себе, но мать довольно долго заботится о детеныше. В каждом клане имеется по нескольку доминирующих самцов, в отношениях между ними царит строгая иерархия. Все остальные самцы, являющиеся холостяками, образуют неорганизованную орду. Доминирующие самцы, за исключением момента спаривания, обращают на самок внимание только в том случае, если тем угрожает опасность. Территорию своей стаи они защищают с ожесточением. Самка в эструсе, спарившаяся с доминирующим самцом, сама становится доминирующей, а затем ее ранг снова понижается. Принимая позу самки при спаривании («подставляясь»), животное

демонстрирует этим, что оно признает авторитет доминирующего самца; «подставление» не обязательно приводит к спариванию, но приостанавливает нападение. Матери обучают детенышей искать пищу. Кроме того, в стае могут возникнуть новые привычки (например, мыть овощи), которые первоначально появляются у нескольких обезьян посмелее, а затем перенимаются



Фиг. 35. Мимика у обезьян.

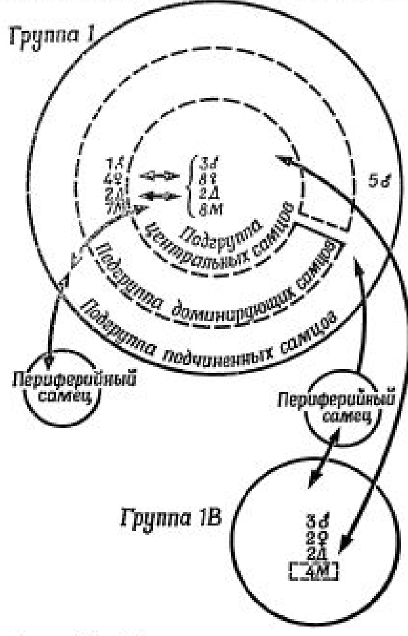
1, 3 — гримаса и угроза с раскрытым ртом у *Macaca rhesus*; *2* — гримаса с раскрытым ртом у *Macaca radiata*; *4, 5, 6* — гримаса и угроза с раскрытым ртом у лангура. При гримасах зубы всегда обнажены (по Марлеру, 1965).

всей группой. Но это, вероятно, справедливо только в том случае, если инициатива исходит от доминирующего животного; обезьяне низкого ранга не будут подражать.

Макаки в основном вегетарианцы, но зато диета их бывает очень различной. Приведем необыкновенно интересные наблюдения японских исследователей. Наблюдения велись над двумя стаями обезьян *Macaca mulatta*. Животные одной стаи питались корешками, раскапывая их на склонах Миноо; обезьяны же второй стаи, живущей совсем поблизости, на Такасаки-яма, никогда этим не занимались, хотя эти же самые коренья встречались и на их территории. В рацион одной стаи входил рис, а члены другой проходили по краю рисового поля, не обращая на него никакого внимания (Кавамара, 1959). Изменение режима питания, «аккуль-

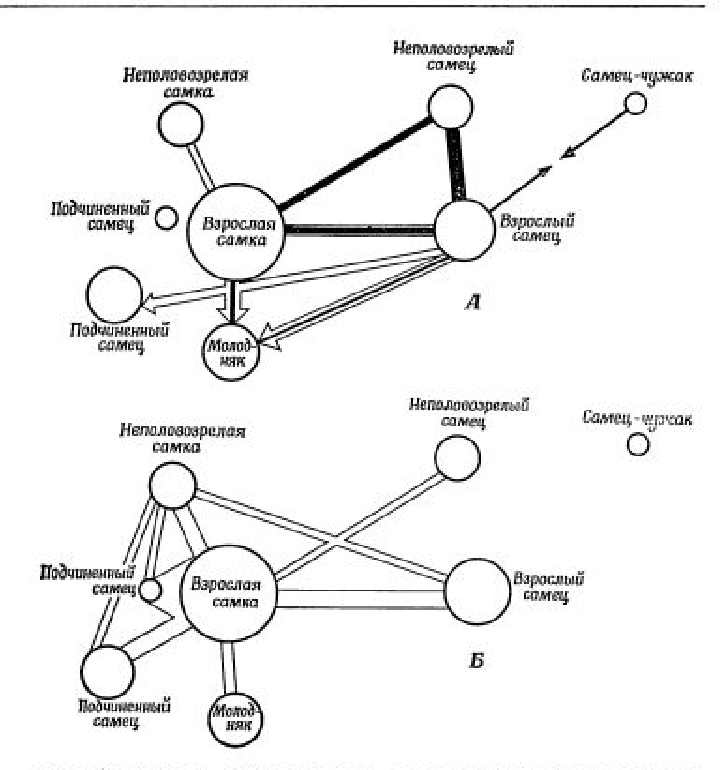
турация», как назвали этот процесс японцы, начинается обычно с детенышей, от которых новые привычки передаются их матерям и далее особям, которые им покровительствуют или с которыми они дружат.

Поведение обезьян может изменяться *в зависимости от окружающих условий*. Например, молодые макаки-резусы, живущие вблизи деревень, больше времени проводят в играх, чем те, которые живут в джунглях. Объясняется это просто: в деревне пищу добыть гораздо легче (хотя бы стащив что-нибудь съедобное с лотка торговца), чем в джунглях, где много времени уходит на то, чтобы собрать ее в достаточном количестве. Впрочем, резусы и в джунглях могут играть подолгу, когда здесь в изобилии созревают различные плоды. Но бывают сезоны, когда единственным доступным кормом становятся мелкие семена кунжута и, чтобы насытиться, требуется много времени; естественно, что в этот период игры очень редки. *Отношения между группами* также зависят от условий. Там, где пищи и воды недостаточно, физическое состояние обезьян плохое и они часто покрыты следами ранений. В джунглях, где места хватает всем, обезьяны выглядят хорошо и драки между стаями происходят крайне редко. Впрочем, в межгрупповых отношениях много противоречивого. Встречаются стаи резусов, которые крайне решительно охраняют территорию, тогда как другие стаи спокойно пропускают чужаков, проникших на их участок. Причины таких различий в поведении неясны; отмечается лишь, что в известной степени они связаны с ареалом (фиг. 36).



Фиг. 36. Общественная организация и территория у макак-резусов; размещение членов стаи (*Д* — детеныши; *М* — молодняк) (по Саузвику с сотр., 1965).

Половое поведение. Бытовавшие ранее представления, будто обезьяны размножаются круглый год, лишены оснований. В самом деле, у макак из Такасаки-яма — единственного места, где их изучали систематически,— рождения детенышей приходятся на июнь — июль. Спариваются они, как правило, в период с ноября по март, и затем вплоть до рождения детенышей спарива-

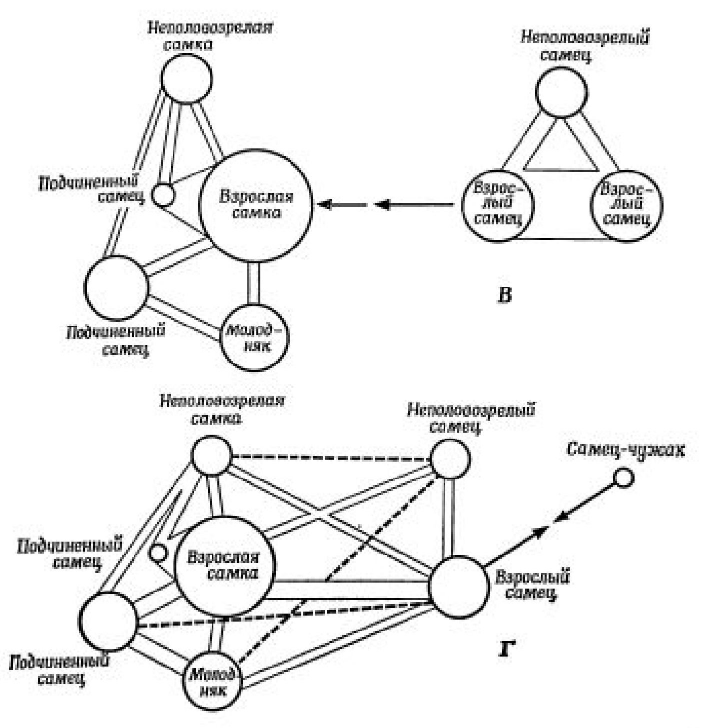


Фиг. 37. Схемы общественных отношений в стае лангуров (по Джею, 1965).

Белые линии соответствуют умеренным формам агрессии (пристальный взгляд, удары лапой о землю, гримасы); черные линии соответствуют более резко выраженным формам агрессии (прыжки на месте, удары, погоня, преследования и покусы). Ширина линии пропорциональна интенсивности проявления агрессии. Чем больше диаметр окружности, тем выше иерархический ранг животного. *А* — иерархические взаимоотношения; *Б* — отношения при вычесывании; *В* — реакция стаи на драку двух взрослых самцов; *Г* — общественная организация стаи.

ния прекращаются. В природных условиях между различными видами обезьян в отношении половой активности существуют огромные различия. В течение 500 ч наблюдений за гориллами Шаллер отметил только два случая спаривания, т. е. меньше, чем в стаде павианов за одно утро. Таким образом, невозможно согласиться с Цуккерманом, который считает половое влечение единственным связующим фактором в группах обезьян.

Среди обезьян широко распространен половой промискуитет, степень которого несколько умеряется у павианов и макак системой доминирования (в гораздо большей степени половой промискуитет распространен у шимпанзе и лангуров, у которых отноше-



ния доминирования и подчинения выражены слабо). В самое последнее время были проведены исследования, посвященные возможному сохранению семейных уз в стае и распознаванию родственников. Оказалось, что *связь между матерью и детенышем сохраняется на всю жизнь* и образует как бы ядро, вокруг которого могут наслаиваться другие формы общественных связей. В том случае, когда удается установить генеалогию, очень часто оказывается, что животные, остающиеся в группе вместе, являются родственниками (Ямада, Иманиши). Сэйд наблюдал, как самка резуса защищала своего взрослого сына от нападения доминирующего самца. Многие резусы позволяют искать у себя насекомых только родителям. У приматологов возникает сомнение, не слишком ли мы переоценили роль доминирования, не слишком ли мы пренебрегаем родственными отношениями, которые в жизни обезьян имеют, быть может, большее значение, хотя и выражены менее явно. Во всяком случае, *отцовская забота* явно способствует повышению статута молодого резуса в группе; детеныши, которыми самцы не занимаются, оказываются в этом смысле в менее выгодном положении.

Гиббоны. Гиббоны тоже живут группами, но здесь уже следует говорить о моногамной семье с крепкими и продолжительными



Фиг. 38. Стая павианов в пути (по Холлу и де Воре, 1965).

В **центре** группы взрослые доминирующие самцы сопровождают самок с детенышами младшего возраста. Молодые животные держатся на периферии. Остальные самцы идут впереди или сзади стаи. Двух самок в эструсе сопровождают их самцы.

связями между ее членами. Семья состоит из самца, самки и родившегося в этом году детеныша (у этого вида новорожденные появляются только раз в два-три года). Четко определенный участок охраняется криками и жестами от вторжения соседей. Ночью гиббоны устраиваются на ночлег на вершинах деревьев, но в отличие от многих других видов не строят гнезд из листьев. Звуковая сигнализация и мимика у гиббонов очень развиты.

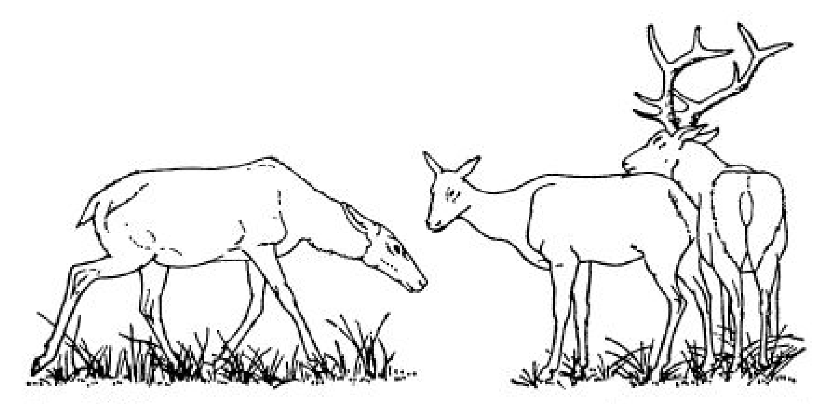
Ревуны (*Alouatta*). Ревуны живут стаями во влажном тропическом лесу. Они гораздо менее агрессивны, чем макаки. Самцы ни над кем не доминируют, и даже во время спаривания не возникает соперничества. Забота о детенышах выражена весьма слабо, но зато ревуны относятся к ним очень миролюбиво в отличие от резусов. Самцы активно ищут проходы в джунглях и криками призывают детенышей и самок следовать за ними. Очень интересны устраиваемые на рассвете «сеансы рева», служащие, несомненно, предупреждением другим ревунам о присутствии клана, который те могли бы не заметить из-за густоты леса. Территория строго определена и охраняется. Заметим, что половой диморфизм у ревунов выражен значительно слабее, чем у макак, и соответственно меньше агрессивность. Но ревуны стремительно бросаются на выручку сородича и вступаются за него в отличие от макак, которые защищают только территорию, а не особей.

Доминирующая особь может склонить всю группу подражать себе. Карпентер наблюдал, как одна такая обезьяна подбивала всю группу на грабеж соседних участков. После того как Карпентер изолировал эту обезьяну, группа, лишенная вожака, не выходила более за пределы своей территории.

ДРУГИЕ ПРИМЕРЫ СООБЩЕСТВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Крысы. Дикая крыса — ночное животное; она облюбовывает себе определенную территорию, которую исследует, но защищает, кажется, не особенно активно. Однако разные группы стремятся не смешиваться одна с другой. Доминирование у крыс выражено слабо и устанавливается медленно, и животные плохо различают друг друга. Самцы не соперничают из-за самки, находящейся в состоянии течки. У самки течка бывает несколько раз в году. Детеныши развиваются быстро, и крысята из одного помета после наступления половой зрелости предпочитают держаться вместе. Течка возобновляется у самки уже через несколько часов после родов, что обеспечивает возможность быстрого появления следующего помета. У крыс очень развита способность исследовать и ориентироваться, в результате чего они прекрасно знают свою территорию и проявляют большие способности к обучению. Иерархия, напротив, развита слабо, а половое поведение в основном определяется врожденными механизмами.

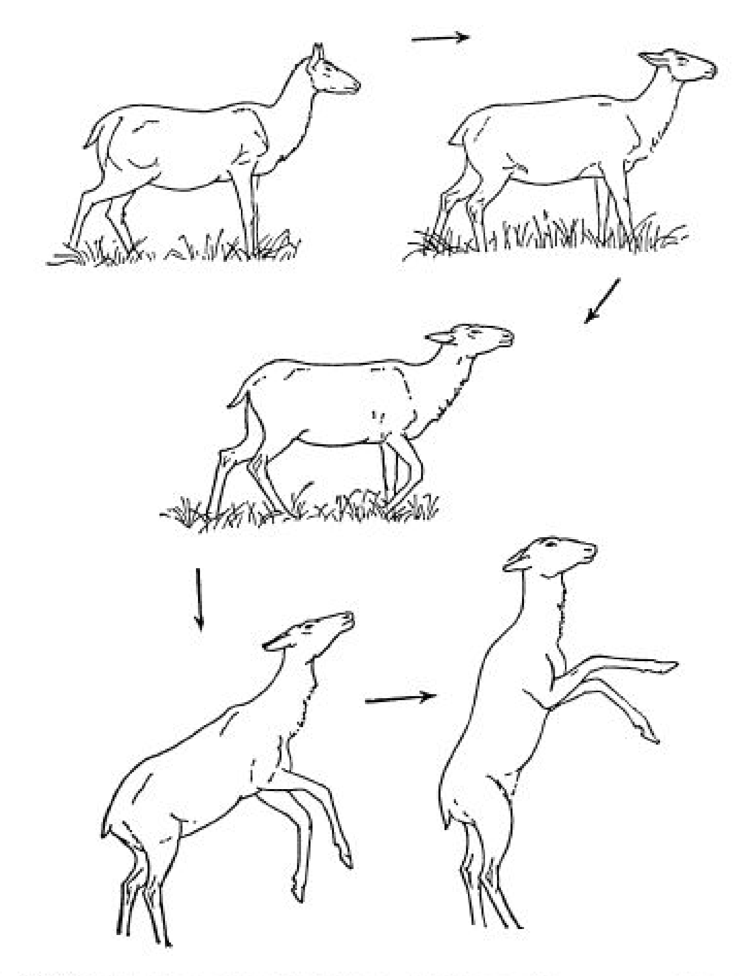
Олени (фиг. 39, 40). У этих животных распространен «матриархат». В стаде представлены три или четыре поколения, и детеныши до трехлетнего возраста остаются с матерью. Но с наступлением половой зрелости самцы покидают стадо. У стада, состоящего из взрослых самок и телят, имеется две территории — зимняя и летняя. Доминирование в таком стаде выражено весьма определенно; стадом управляет старая самка, особенно во время долгих переходов. С летних пастбищ на зимние



Фиг. 39. Слева — поза подчинения у самки вапити (*Cervus canadensis*). Справа — фрагмент брачного ритуала: олень кладет голову на круп самки.

и обратно олени кочуют всегда по одним и тем же тропам. Во время гона самцы устремляются к стаду самок и после многочисленных драк разбивают его на гаремы. Гон, драки и преследования продолжаются непрерывно, день и ночь, и в конце концов на восьмые сутки самцы настолько истощаются, что бывают вынуждены освободить место новоприбывшим. Таким образом, на протяжении трех четвертей года общественная организация и иерархия поддерживается практически одними самками.

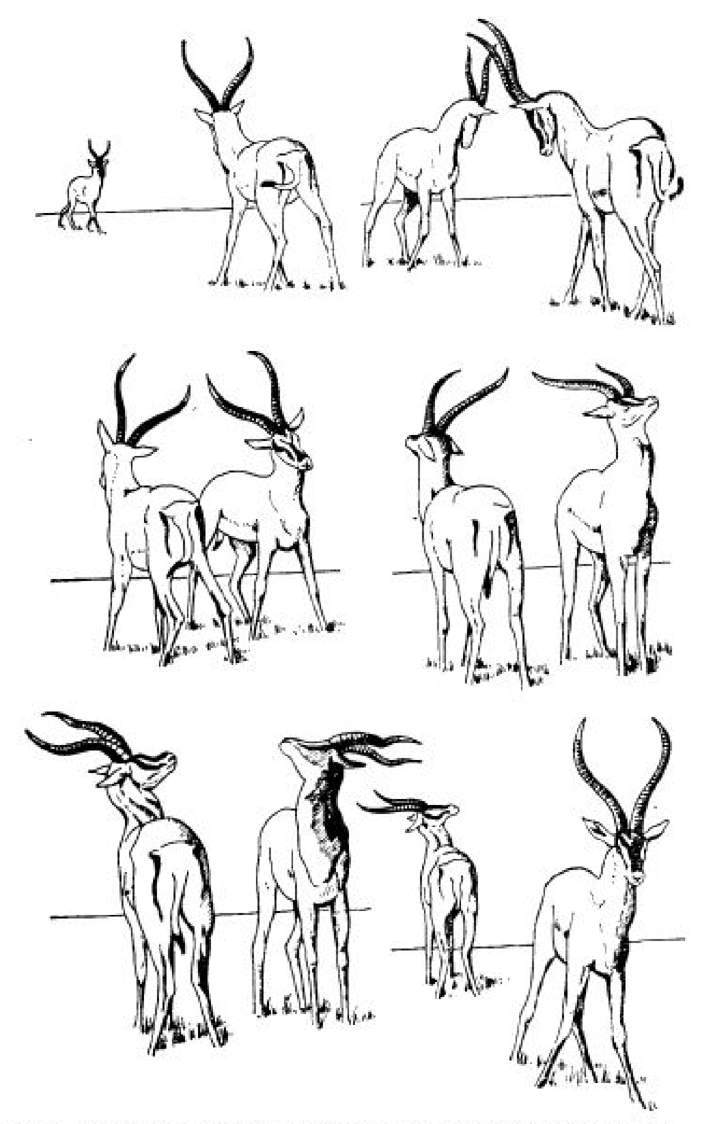
Волки. Волки образуют охотничьи стаи; члены одной семьи, т. е. отец, мать и принимающие участие в охоте молодые волки из нескольких пометов, иногда объединяются с членами других семей, но как происходит такое объединение, не известно. Когда у волчицы появляются маленькие волчата, она забирается в одно из двух-трех своих логовищ, а супруг или другие волки снабжают их мясом. Супруги остаются верны друг другу всю жизнь. Члены стаи часто затевают игры, и вообще между ними существуют довольно разнообразные общественные контакты; взрослые животные учат молодых охотиться (учителем может быть не только отец, но и другие взрослые самцы). Во главе стаи стоит самец. Волчья стая является своеобразным исключением среди различ-



Фиг. 40 Позы угрозы последовательно нарастающей интенсивности у самки вапити (*Cervus canadensis*).

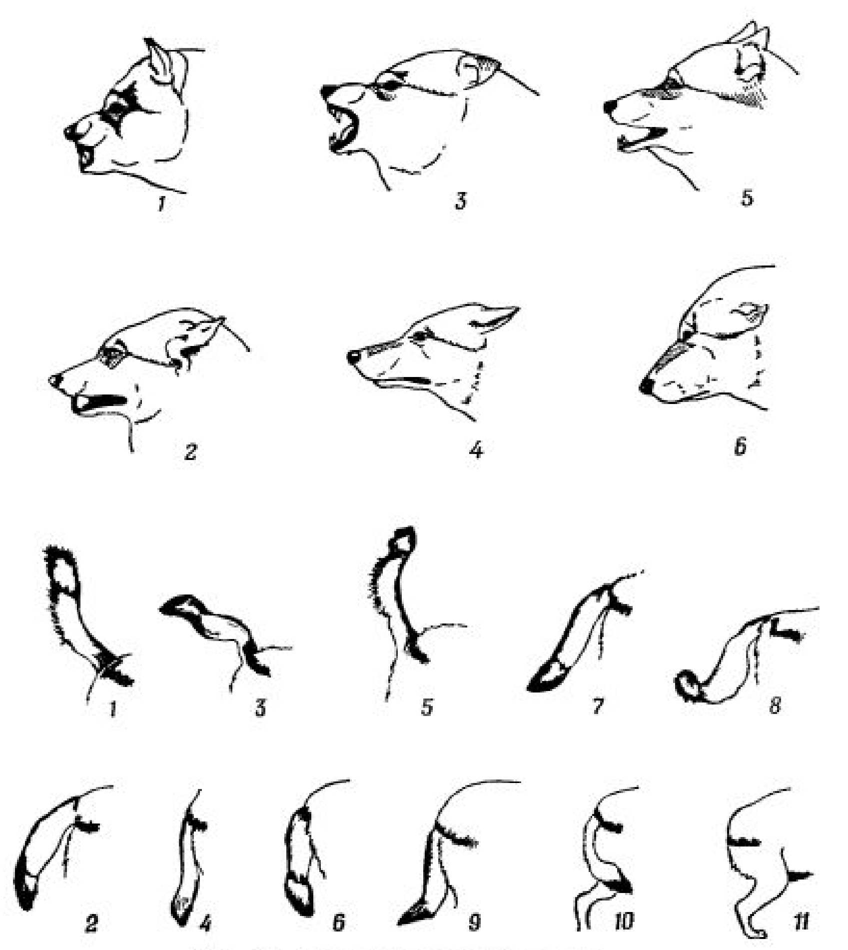
Сверху вниз в направлении, указанном стрелкой: обычная поза; слабая угроза; усиливающаяся угроза, нарастающая до последней фигуры.

ных форм организации животных: в нее, помимо доминирующего самца, могут входить и подчиненные самцы, но все они *взаимодействуют* друг с другом. Доминирование у волков весьма слабо выражено, и драки крайне редки. Самцы, остающиеся в группе и не стремящиеся к размножению, как это наблюдается у волков,— явление совершенно необычное. До настоящего времени такое поведение было известно только у общественных насекомых.



Фиг. 41. Встреча двух самцов газели Гранта (*Gazella granti*).

Вверху слева — встреча соперников. На четырех последующих рисунках — позы соответствующие различным фазам ритуала «противостояния». Внизу справа — самец, который повернул голову,— победитель.



Фиг. 42. Выражение эмоций у волка.

Голова: *1* — сильная угроза; *2—4* — ослабевающая угроза; *5*, *6* — беспокойство. Хвост: *1* — уверенность в себе; *2* — уверенная угроза; *3* — доминирование (помахивание хвостом); *4* — нормальное положение без каких-либо преобладающих эмоций; *5* — менее уверенная угроза; *6* — то же, но особенно при схватке за пищу; *7* — беспокойство; *8*.— промежуточное состояние между угрозой и защитой; *9* — поза подчинения (помахивание хвостом); *10*, *11* — полное подчинение (по Шенкелю, 1948).

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Доминирование. Оно развивается в случае *соперничества* за преимущества в определенных ситуациях (особенно это касается размножения). Доминирование возможно только при сильно развитой способности к индивидуальному распознаванию сородичей и при определенной степени *замкнутости* сообщества.

Оно коррелирует с существованием многочисленных общественных взаимоотношений (таких, как игры, обирание насекомых), с полигамией и половым диморфизмом. У видов, у которых самцы участвуют в выращивании детенышей, доминирование не развито или развито слабо.

«*Территориальность*» связана со специализацией самцов по защите самки и детенышей, полигамией, изгнанием молодняка и животных низших рангов из группы. Когда территория очень мала, оба родителя участвуют в защите и воспитании детенышей, половой диморфизм отсутствует, развито индивидуальное распознавание и продолжительное ухаживание за самкой. Крайне «территориальные» певчие птицы очень плохо или вообще не распознают своих птенцов.

Половой диморфизм характерен для видов, у которых самец не участвует в выращивании детенышей (млекопитающие, полигамные птицы).

Средства общения хорошо заметны, когда связь принимает простые формы; примером могут служить отношения матери с детенышем в небольшом сообществе. Запечатление возникает, когда сообщество очень многочисленно и сигнальные раздражители могут оказаться незамеченными из-за присутствия других особей. Эти формы связи врожденные. В постоянных же группах млекопитающих, живущих вместе долгое время, общественные контакты носят приобретенный характер; их развитию способствуют такие формы общественного поведения, как игры и обирание насекомых.

Приложение к человеку. Для биолога неприемлемо утверждение Ортеги-и-Гассета [1], который писал: «У человека нет природы, у него есть история». Человек такая же часть природы, как и другие млекопитающие, и если мы будем это игнорировать, то изучение биологии человека не сдвинется с места.

Организация сообщества охотников у питекантропов и австралопитеков, вероятно, была очень сходна с организацией волчьей стаи, которая представляет собой развитую и, как мы видели, уникальную форму отношений. Известные нам примитивные человеческие сообщества также очень напоминают по своей организации волчью стаю (у австралийских аборигенов молодых мужчин не изгоняют, но очень долго не позволяют им вступать в брак). У волков, кажется, не существует запрета на кровосмешение; но достаточно ли исследован этот вопрос? Ведь совсем недавно Х. Габлер обнаружила, что такой запрет существует у гусей. Другая характерная черта человека — отсутствие эструса у женщины, вследствие чего она все время привлекает мужчину и благодаря этому он теснее связан с семьей. Кроме

[1] Ортега-и-Гассет (1883—1955) — испанский философ.— *Прим. ред.*

того, ребенок очень длительное время полностью зависит от родителей. У примитивных племен мать кормит ребенка грудью до 2 или 3 лет; у шимпанзе детеныш сосет мать меньше года, а у макак-резусов — 2 или 3 месяца. Очевидно, что наиболее характерной отличительной особенностью человека служит *речь*, но ее происхождение продолжает оставаться загадкой. Эткин полагает, что главным фактором в развитии речи явилось «давление отбора» в коллективе охотников, которые должны были сообщать друг другу сведения о перемещениях дичи. У волков, которые охотятся стаей, имеется сложная система звуковой сигнализации.

Что касается способности подражать родителям, на которой основано обучение, то она присуща не только человеку; например, обезьяны таким образом обучают детенышей разыскивать пищу. Ф. Дарлинг отметил, что молодые лани с большим вниманием наблюдают за поведением старой самки-вожака, когда она следит за признаками перемены погоды (с тем чтобы, например, укрыть стадо); в то же время молодые самцы, которые никогда не станут вожаками, не обращают на это никакого внимания.

ЧЕЛОВЕК И ЖИВОТНЫЕ (ХЕДИГЕР, 1965)

В природе человек выступает как противник животных, за исключением одного странного случая, который мы сейчас опишем. Птица медоуказчик (*Indicator indicator*), которую недавно исследовали Баннерман (1953) и в особенности Фридман (1955), живет в симбиозе с индийским барсуком рателем (*Mellivora capensis*), хищным млекопитающим длиной около метра из семейства куньих, которого она наводит на пчелиные гнезда. Если же барсука не окажется поблизости, то медоуказчик обращается к человеку. Со своими сородичами эта птица никогда не ведет себя подобным образом, ее поведение всегда направлено на другой вид.

Своеобразные отношения устанавливаются между животным и человеком в зоопарках и цирках. Например, тигр, встречаясь с другим тигром, который ему уже знаком, издает особое короткое рычание; точно так же он приветствует своего сторожа, показывая таким образом, что «считает его за тигра».

В зоологических садах животные иногда явно узнают некоторых посетителей. Такой случай произошел в цюрихском зоопарке с капуцином (*Cebus*), который был уже в преклонном возрасте, давно жил в зоопарке и доминировал в группе. Этот капуцин разражался пронзительным верещанием, когда среди сотен тысяч посетителей зоопарка узнавал вполне определенных людей; при этом у него наблюдалась эрекция, которая служит элементом церемонии приветствия у этих обезьян. После смерти этого капуцина его место тут же занял самец бета, который стал точно так же приветствовать определенных посетителей верещанием, хотя раньше никогда этого не делал. Кроме того, этот самец сделал попытку подчинить себе сторожа, угрожая ему и даже сильно кусая за руку. В приведенном случае обезьяны узнавали посетителей совсем не потому, что те приносили им лакомства.

Оказавшись по той или иной причине в группе животных, человек может подвергнуться нападению, непроизвольно сделав какой-нибудь жест, который у животных служит сигналом агрессии. Например, большие серые кенгуру нападают на сторожа, стоящего во весь рост, но если он пригнется, успокаиваются; объясняется это тем, что первая поза соответствует у кенгуру позе нападения. Собака тычется в лицо хозяина потому, что хочет прижаться носом к его носу, как поступают собаки, приветствуя друг друга.

В период спаривания большинство животных становятся агрессивными даже по отношению к своим сторожам, так как рассматривают их как соперников.

Лоренц отметил, что в тех случаях, когда животные относятся к человеку как к партнеру для спаривания, они часто не принимают во внимание его пол. Например, лось (*Alces*) пытался спариться с мужчиной, а самка принимала его за соперника. Создается впечатление, что для животных при этом оказывается безразличным несоответствие размеров, иногда весьма внушительное: Хейнрот наблюдал самца зарянки, который воспринимал оказавшегося на его территории человека как «соперника» и с криком бросался к его лицу, угрожая пришельцу.

Впрочем, и человек в большой степени склонен рассматривать как себе подобных тех животных, рядом с которыми он живет. Как не без остроумия выразился Хедигер, человек в такой же степени «антропоморфизирует» животных, как животное «зооморфизирует» человека. Собака или кошка могут в иных случаях полностью заменить отсутствующего ребенка, а между человеком и собакой могут установиться чуть ли не отношения равных.

ПЕРЕХОД ОТ СЕМЕЙНЫХ К ИСТИННО ОБЩЕСТВЕННЫМ ОТНОШЕНИЯМ

Часто предлагаемый критерий истинного сообщества — выполнение совместной работы — позволяет отнести к таким сообществам некоторые скопления птиц и млекопитающих.

Совместная работа. Мы уже упоминали о совместном строительстве гнезда у американских общественных кукушек; точно такие же примеры можно найти у *Crateropus* (отряд воробьиных). О совместном строительстве жилья у млекопитающих ничего не известно. но сигналы общей тревоги и совместную защиту

следует, вероятно, рассматривать как зачатки общественной организации. Когда на стадо крупного рогатого скота нападают волки, то телок пропускают в середину, а старые коровы становятся по кругу, выставив рога. Очень сходно ведут себя лошади. У обезьян в случае опасности бдительные сторожа заставляют все стадо отступить с места кормежки; сообща сражаются и стада павианов, что делает их крайне опасными.

Случай, когда *молодняк помогает своим родителям выращивать потомство следующего поколения*,— еще один пример перехода к истинному сообществу. Подобного рода явления довольно часто встречаются у птиц. Дикие птицы семьями (родители и птенцы) осуществляют грандиозные осенние перелеты, и группа распадается только весной, возвратившись на места гнездования. У барсуков детеныши покидают родителей в начале октября, но мать и отец остаются вместе весь год и спариваются, когда детеныши еще с ними. В августе — сентябре несколько семейств собирается в каком-нибудь логовище, ожидая, пока не будут очищены зимние норы. Волки также образуют сообщества из нескольких семей. Наконец, бобры, вызывающие такой интерес у биологов (стр. 397), образуют колонии, состоящие из отца, матери и молодых животных двух последних пометов; они живут все вместе и сообща сооружают запруды, хатки и каналы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создается впечатление, что причисление того или иного типа объединения не к сообществу в собственном смысле, а к сообществу семейного типа часто весьма условно, тем более что о сообществах высших животных нам известно гораздо меньше, чем о сообществах пчел или муравьев. Следует также подчеркнуть, что все эти классификации носят временный характер и в лучшем случае служат для удобства изложения материала.

Большинство теорий, претендующих на объяснение явлений, связанных с групповой жизнью у животных, пытается разрешить все трудности с помощью какого-то одного простого принципа. По моему мнению, эти теории представляют лишь исторический интерес. Тем не менее рассмотрение их, несомненно, поможет нам лучше понять то место, которое занимает феномен общественных отношений среди других проявлений психологии животных.

Общественные явления и взаимное притяжение у животных. Мы увидим, что стремление к одиночной жизни вызывается специфической тенденцией к дикости, не зависящей от внешних факторов среды или питания. Точно так же, должно быть, обстоит дело с «притяжением». Короче говоря, наиболее характерная черта общественных животных — стремление приблизиться друг

к другу. Это не трюизм, по крайней мере это не был бы трюизм, если бы мы располагали более обширным экспериментальным материалом, доказывающим существование взаимного притяжения. Однако до настоящего времени такие эксперименты можно сосчитать по пальцам: это опыты Леду на тараканах, Вюйома на мелкой саранче *Zonocerus*, опыты Лепинэй на пустынной саранче *Schistocerca*, продолженные затем Эллисом, опыты Леконта на пчелах...

В этих опытах достоверно показано существование притяжения. Следует, однако, отметить, что этот фактор нельзя считать абсолютной характеристикой общественных животных, поскольку такую же тенденцию можно наблюдать и у типичных одиночных животных, например у божьих коровок, когда они собираются на зимовку.

Трофаллаксис. Этот термин заимствован у Уилера и обозначает *обмен кормом* — явление, часто наблюдаемое у общественных насекомых. Например, у пчел имеется даже специальный ритуал выпрашивания корма. В этом случае одна из рабочих пчел позволяет другой высасывать капли нектара, выступающие около ее рта. Это очень характерное явление, но существует оно, по-видимому, только у общественных насекомых. Впрочем, не надо забывать, что другие общественные животные недостаточно изучены. Дикие собаки — животные явно общественные — вероятно, обмениваются кормом, отрыгивая его, что отчасти похоже на трофаллаксис.

«Сексуальность» и сообщество. Эспинас, который, впрочем, и супружескую пару рассматривает как сообщество, утверждает, что все животные, за исключением некоторых партеногенетических видов, очевидно, являются общественными. Но столь чрезмерное расширение понятия «сообщество» лишает его какого бы то ни было интереса и смысла.

Грассе справедливо критикует эту точку зрения как явное упрощение. Прежде всего, *групповая организация возможна и без всякого полового влечения*, и мы увидим тому множество примеров и в так называемых некоординированных сообществах, и в сообществах с простой координацией. К тому же известно, что уничтожение «королевской пары» у термитов, матки у пчел и царицы у муравьев не вызывает распада термитника, муравейника или роя: колония просто начинает выводить новых «претендентов на престол». Кроме того, как отмечает Грассе, у многих видов группы распадаются во время брачного сезона; так, некоторые рыбы, живущие стайками, разбиваются на пары в период икрометания. То же самое наблюдается в стаях птиц и млекопитающих; огромные стада оленей в период гона тоже разбиваются на пары. У некоторых видов группы самцов и группы самок с детенышами не смешиваются друг с другом.

Семья и сообщество. Некоторые биологи считают, что сообщество у животных зиждется не на половом инстинкте, а на «семейных» потребностях, таких, например, как забота о детенышах. На это прежде всего можно возразить, что забота о потомстве у млекопитающих определяется самой их физиологией, и при этом, за редкими исключениями (бобр, человек), типичные общественные явления в их жизни не так уж и развиты.

Далее, у насекомых, как известно, яйца после откладки в большинстве случаев остаются без присмотра. Напротив, некоторые явно не общественные насекомые, такие, как медведки и уховертки, уделяют яйцам большое внимание. Как справедливо заметил Пикар, забота о детенышах — лишь следствие, а не причина жизни в сообществе. Добавим, что семейные сообщества, из которых самец почти все время исключен, сохраняются очень недолго, если не считать периода выращивания детенышей, и общественные связи в таких группах весьма слабо выражены. Одиночные пчелы и осы точно так же обеспечивают личинок пищей, как и общественные, однако это не приводит к возникновению сообщества, так как между братьями и сестрами из одного и того же выводка не проявляется сколько-нибудь длительного взаимного притяжения, если не считать скоплений на ночевки, наблюдающихся только в определенных случаях. Справедливо, что у млекопитающих группа формируется иногда из живущих рядом моногамных семей, но имеется множество примеров организации совершенно иного рода; например, у лосей каждый самец владеет несколькими определенными самками (гарем), а самцы, не имеющие возможности спариваться, образуют группы стариков или группы молодых холостяков и т. д. Короче говоря, «взаимное притяжение и образование общественных групп не зависит ни от полового влечения, ни от наличия семьи» (Грассе).

Различные виды работы, выполняемые сообща. Я считаю наиболее общим критерием сообщества *совместное выполнение работы* под управлением совокупности систем сенсорной координации и регуляции, сложность которых мы едва начинаем постигать. Совместная деятельность заключается в основном в *строительстве*, которое было бы не по силам каждой особи в отдельности. К ней относится также выращивание молодняка не только отцом и матерью, но и другими особями; кроме того, сюда же следует отнести коллективную защиту гнезда и совместные набеги на чужие гнезда, как это делает в поисках рабов кровавый муравей (*Formica sanguinea*) и другие муравьи. Все это, очевидно, предполагает существование хорошо развитой системы сигналов (как в танцах пчел). Из сказанного вовсе не следует, что одиночные животные полностью лишены «деловой предприимчивости», совсем нет; однако никакой взаимопомощи, за исключением помощи, оказываемой друг другу супругами, у них не наблюдается. Одним словом, в целом совместная работа — это один из аспектов взаимного притяжения или скорее интереса, проявляемого животными друг к другу. Впрочем, слово «интерес» неудачно и отдает антропоморфизмом, поскольку в этом случае не может быть и речи о сознательности, характерной для деятельности человека. Мы имеем в виду, что у общественных животных одно только присутствие и активность сородича служат для другого животного стимулом, способным sui generis вызывать целую совокупность реакций, совершенно невозможных у одиночного животного.

СКОПЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И МИГРАЦИИ

ОДИНОЧНЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ

Очень многие животные ведут одиночную жизнь. В большинстве случаев приходится говорить «не только об отсутствии притяжения, но даже о неприязни, доходящей иногда до фобии и могущей привести к гибели того из сородичей, который нарушил уединение» (Пикар). Например, полевые сверчки преследуют любого сверчка, случайно оказавшегося на небольшом участке перед их норкой, который они тщательно охраняют. Эта особенность сверчков настолько известна, что в Китае специально выводили сверчков, обладающих боевыми качествами, а пари, ставившиеся на них, разорили не одного мандарина.

Многие птицы совершенно «несоциальны». Показательны в этом отношении зарянки, которые не выносят присутствия чужака на своей территории; на этих птицах зоопсихологи специально изучали стимулы, вызывающие нападение (в данном случае оказалось, что это красные перышки на грудке). Если в клетку посадить двух самцов зарянки, то один из них забьет другого насмерть. Однако агрессивность у разных видов, относящихся к одному и тому же роду, может сильно различаться. Пикар приводит пример с двумя близкими видами: очень агрессивной желтой пеночкой (*Hyppolais salicaria*) и вполне миролюбивой бледной пересмешкой (*Hyppolais pallida*).

Другим очень характерным примером могут служить одиночные пчелы. Пчелы *Dasipoda*, запасающие в своих земляных норках массу пыльцы и нектара, которыми питаются их личинки, устраивают летом на песчаных склонах тесные «поселения». Входы в норки расположены очень близко один от другого, но сородичи не проявляют друг к другу никакого интереса. Обнаружить какие-либо общественные связи здесь, как и у других одиночных пчел, несмотря на все усилия, не удалось. Если они и селятся вместе, то лишь потому, что данный биотоп устраивает каждую из них.

Выдвигавшиеся ранее довольно наивные объяснения причин одиночного образа жизни сводились главным образом к одному — соперничеству в добывании пищи. Однако при этом не учитывались факты. Известно, что у травоядных, например, стремление жить в одиночку проявляется и тогда, когда в лугах и степях корм имеется в изобилии. Вероятнее всего, как считает Пикар, дело здесь в неком фундаментальном инстинкте того же порядка, что и половой, и также зависящем от действия гормонов. Одиночная жизнь приводит к разграничению участков и защите их границ (см. выше о *территориальности*).

СКОПЛЕНИЯ

По определению Пикара, «любое сборище животных, в котором не проявляется никакого стремления отдельных особей друг к другу, представляет собой простое скопление. ...Члены таких скоплений не связаны ни взаимопритяжением, ни какой-либо взаимозависимостью». В качестве примера Пикар приводит сборище лягушек из одной лужи. Морские рачки *Talitrus* собираются вокруг источника корма и сразу же после кормежки рассредоточиваются.

Следующая ступень — «колонии», или «поселения» (Пикар), представляющие собой всего лишь «продолжительные сборища». Примеры такой организации мы очень часто находим у перепончатокрылых. Я уже говорил о мириадах пчел *Dasipoda*, норками которых летом бывают изрыты песчаные склоны; сюда же можно отнести и одиночных пчел антофор, биология которых очень близка к биологии *Dasipoda*. То же самое можно сказать о полевках (*Arvicola arvalis*), которые роют норы поблизости друг от друга и поселения которых занимают иногда огромную площадь.

Ле Масн, основываясь на некоторых идеях Грассé, попытался установить критерии, которые позволили бы судить об уровне общественной организации того или иного скопления животных.

Прежде всего он выделяет отличное от простого тропизма *взаимопритяжение* особей, благодаря которому они собираются вместе. Следующим критерием служит та или иная степень *интеграции особи сообществом*, приводящая к большей или меньшей зависимости от сообщества и даже невозможности выжить вне его. Далее необходимо учитывать *замкнутость группы*, которая предполагает враждебное отношение к чужакам и их изгнание. Следует также изучать группы по *специализированным кастам*. И наконец, наиболее существенный критерий — *коллективное выполнение различных видов работы*. Как я уже говорил, выполнение работы сообща представляется мне главным критерием, характеризующим только весьма развитые сообщества.

ПРОСТЫЕ НЕКООРДИНИРОВАННЫЕ СКОПЛЕНИЯ

Сюда следует отнести сезонные скопления и скопления на ночевку. В этом случае отдельные особи перемещаются изолированно, независимо от соседних особей. Леду́ продемонстрировал существование взаимопритяжения у тараканов. Так как эти опыты — один из редких примеров экспериментального исследования взаимного притяжения, на них следует остановиться подробнее.

Взаимопритяжение у тараканов. В кристаллизаторе (при соблюдении изотропных условий) размещали на равном расстоянии друг от друга одинаковые убежища; все тараканы собирались в одно из них. Скопления эти образуются не по семейному типу, поскольку личинки из яиц, отложенных разными самками, собираются вместе точно так же, как если бы они были потомками одной самки. Такое поведение личинок зависит от внешних факторов; например, при относительной влажности воздуха ниже 30% все тараканы рода *Blattella* собираются вместе, но при более высокой влажности скоплений не образуют. Большую роль играет также специфический «тараканий запах». Леду показал, что в аппарате, напоминающем классический Y-образный лабиринт, тараканы предпочитают бежать в отсек, из которого выходит воздух, насыщенный запахом тараканов или их экскрементов. Тараканы с удаленными антеннами не оказывают предпочтения какому-либо отсеку.

Взаимопритяжение у мелкой пестрой саранчи Zonocerus. Вюйом показал в 1956 году, что стоит посадить несколько личинок *Zonocerus* на куст, как через некоторое время все они соберутся на двух-трех листьях, образуя тесные скопления. Если на кусте разместить непрозрачные экраны, не позволяющие насекомым видеть сородичей, то это затрудняет образование скопления; если же покрыть им глаза непрозрачным лаком, то скопление вообще не образуется. Ряд наблюдений показал, что в этом случае основная роль принадлежит зрительному раздражению, тогда как запах особей того же вида несуществен.

Возвращаясь к положениям Ле Масна, отметим, что в приведенных примерах насекомые вполне могут существовать и в одиночном состоянии; группа не носит замкнутого характера, и любая особь свободно может примкнуть к другой группе.

Взаимопритяжение у крупной мигрирующей саранчи. Здесь оно не всегда очевидно и его можно спутать с обычным тропизмом, вызывающим образование группы.

Эллис и Пирс предъявляли личинкам 4-го возраста живых личинок или же (в качестве их заменителя) бумажные или глиняные трубочки соответствующего размера. Исследователи учитывали число приближавшихся друг к другу насекомых, время,

проведенное около заменителей, а также число и тип реакций. У одиночных и стадных личинок некоторые реакции весьма схожи (например, процент случаев выбора живой личинки и бумажной модели или время, проведенное возле бумажной модели). Но личинки в стадной фазе чаще и быстрее приближаются к другим личинкам и больше времени проводят рядом с ними.

Если же предъявлять прикрепленных к земле саранчуков, то стадные личинки *Locusta* и *Schistocerca* проводят около них гораздо больше времени, чем личинки в одиночной фазе. Для того чтобы последние согласились приблизиться к этой приманке, их надо выдерживать в группе от 4 до 24 ч; впрочем, это относится только к *Schistocerca*: предварительное содержание в группе личинок *Locusta* не дает определенных результатов. Если после такого опыта личинок снова изолировать, то исходное поведение (избегание сородичей) восстановится у них лишь отчасти. Взрослые самки откладывают яйца рядом друг с другом и особенно охотно около самки, прикрепленной к земле. Однако на большом расстоянии такого притяжения не наблюдается. В данном случае можно, по-видимому, говорить о действии зрительных, химических и, возможно, звуковых раздражителей. При этом главная роль в отличие от того, что наблюдается у личинок, принадлежит химическому раздражению (формирование группы может происходить в полной темноте). Самок, в частности, привлекает клочок бумаги, которым обтерли одну из них. Удаление антенн и тимпанальных органов никак не отражается на взаимном притяжении; если же воспрепятствовать непосредственному контакту, то реакция значительно ослабевает.

Скопления на зимовку. Классическим примером служат скопления божьих коровок. Несколько видов божьих коровок могут собираться на зимовку много лет подряд всегда под одним и тем же камнем. Зимуют, конечно, не одни и те же насекомые, поскольку божьи коровки живут всего несколько месяцев. Несмотря на то что большинство камней поблизости могло бы служить равноценным убежищем, выбирается всегда один и тот же камень и к нему насекомые возвращаются из года в год.

В формировании скоплений на зимовку главная роль принадлежит обонянию. Это продемонстрировал Маневаль на осах аммофилах. Он перекладывал плитки, под которыми укрывались аммофилы, на другое место; самки, составлявшие группу, вновь собирались и устраивались в неподвижности на плитке, которая недавно соприкасалась с особями их вида, даже тогда, когда она не могла больше служить им убежищем.

Как правило, скопление состоит из особей одного вида, иногда одного пола, как у галиктов (*Halictus*) или зимующих групп некоторых летучих мышей. Случается, впрочем, что два вида ночниц (*Myotis myotis* и *M. oxygnathus*) зимуют вместе; смешанные

группы образуют также воробьи, зяблики и другие птицы. Напротив, лазоревки не принимают в свои стаи никаких птиц, даже других синиц, а шилоклювки (*Recurvirostra avocetta*) изгоняют всех, кроме некоторых ходулочников (*Himantopus candidus*).

Карпы собираются на дне прудов в илистых ложбинках группами от 10 до 50 особей. Лягушки и тритоны собираются вместе в гнилых пнях, незамерзающих водоемах, в иле прудов, чтобы пережить там зиму или засушливый сезон. Но некоторые стадные виды сохраняют стремление к стадности на протяжении всего года. Например, североамериканские змеи *Storeria dekayi* зимой собираются в группы до 70 особей, остальное же время составляют группы от 2 до 11 особей в каждой, особенно когда влажность держится в пределах от 20 до 48%, а температура — между 21 и 31 °C.

Скопления на ночевку. Ле Масн составил хорошо документированный обзор по этому вопросу, который мне придется изложить, к сожалению, весьма кратко. Такого рода скопления хорошо известны у бабочек и перепончатокрылых. Чаще всего насекомые группируются по половому признаку; обычно скопления образуют самцы, реже самки. Известны случаи, когда собираются насекомые обоих полов, но половая активность в это время полностью отсутствует: насекомые не делают никаких попыток спариваться, цепенея с наступлением ночи. *Число насекомых*, собирающихся на ночлег, может быть самым различным — от десятка особей до нескольких сотен тысяч. Бывает, что в таких скоплениях они не соприкасаются друг с другом, но чаще образуют *грозди*. Это скопления сравнительно *открытого* типа, и составляются они далеко не всегда из одних и тех же особей. У определенных видов места ночлега часто *постоянны*: это или укромные места, например подземные пещеры, или же, напротив, ветка, расположенная на самом виду. В некоторых случаях насекомые на протяжении всего сезона собираются на ночлег всегда в одном и том же месте. Так, Джонс показал, что бабочки *Heliconius charithonia* ночью собираются гроздьями на одном и том же кусте и, более того, всегда на одной и той же ветке. Если эту ветку заменить другой, взятой с другого сука, то бабочки вновь соберутся точно на прежнее место (на эту новую ветку); следовательно, место скопления точно известно по топографическим признакам, а не только по запаху. Случается, что эти бабочки прилетают к месту общей ночевки издалека.

Эти скопления отличаются от других некоординированных скоплений не более высокой организацией, но, как справедливо отметил Ле Масн, строгой *периодичностью*. Здесь уместно привести одно из наблюдений Берендса, который обнаружил, что ночующие вместе одиночные осы оказались соседями — они гнездились *бок о бок в одном поселении*.

Скопления на время кормежки. Скопления, которые можно было бы назвать *пастбищными*,— явление довольно распространенное. Не так давно были проведены наблюдения на домашних животных — коровах, лошадях и овцах. Весьма многочисленные и устойчивые группы, формирующиеся на время кормления, образуют небольшие южноамериканские хищники носухи (*Nasua socialis*). Они или беспорядочно перемещаются, или же в поисках птичьих гнезд забираются на деревья. Когда кто-нибудь из стаи замечает опасность, он издает свист, и все быстро прячутся в подходящее убежище.

ПРОСТЫЕ КООРДИНИРОВАННЫЕ СКОПЛЕНИЯ

В основном здесь имеется в виду *координация перемещений*, столь значительная у перелетной саранчи; но в таких скоплениях не выполняется совместная работа. Простые координированные скопления известны у личинок насекомых, которые, собравшись в плотную массу, объедают друг подле друга листья и время от времени совершают абсолютно координированные перемещения. В качестве примера упомянем личинок одного из видов перепончатокрылых — австралийских Perga, которые перемещаются плотным ковром (от 100 до 200 особей), закапываются группами, чтобы окуклиться, и располагают свои коконы правильными рядами. Другой замечательный пример подобной организации мы находим у различных видов «ратных червей»— гусениц, которые передвигаются в тесном строю, не имея во главе никаких вожаков.

Косяки рыб с наступлением ночи распадаются; очень четкая организация движений основана здесь, вероятно, на рефлексах, связанных со зрительным восприятием. Ослепленная рыба на поведение сородичей не реагирует, а у интактной рыбы даже собственное отражение вызовет такое же поведение, что и вид сородича. Вообще говоря, создается впечатление, что в косяках рыб нет ни социальной организации, ни вожака, ни иерархии.

Формирование косяка может зависеть от некоторых внешних условий; так, *Hemichromis bimaculatus* собираются в стайки при резком понижении температуры воды и изменении ее pH, а также в том случае, если рыб помещают в новый аквариум, к которому они не привыкли. Весьма внушительные стаи образуют и морские змеи: в Индийском океане как-то видели одно такое скопление шириной 3 м, растянувшееся на 9 км.

Наиболее впечатляющим примером группировок с координированными перемещениями служат тучи перелетной саранчи. Но здесь мы подходим к совершенно особенному явлению, к так называемому *эффекту группы*, то есть психофизиологической реакции отдельной особи на присутствие других особей своего вида. Это явление столь уникально, что заслуживает специального рассмотрения.

МИГРАЦИИ

Животные совершают миграции не просто семьями, а обычно более или менее координированными обширными группами. Примером тому служит перелетная саранча.

Тучи саранчи. Саранча мигрирует в двух формах: в личиночной стадии она передвигается по земле, образуя так называемые кулиги, взрослые же насекомые перелетают огромными стаями. Личинки, собравшиеся в стаю, проявляют чудеса координации: все они ориентированы в строго определенном направлении; если одна из них прыгает, то все остальные подражают ей. Можно показать, что превосходно развитое зрение позволяет каждой особи ясно различать перемещения остальных. Но поразительнее всего то, что на протяжении многих дней насекомые движутся все время в одном направлении. Я лично наблюдал за стаями личинок мелкой саранчи *Dociostaurus* на Корсике и помню тщетность всех попыток преградить путь потоку словно загипнотизированных насекомых. Они обходили препятствия, переползали через стены, проходили сквозь кустарники, даже бросались в воду и в огонь и неудержимо продолжали двигаться все в прежнем направлении. Я тщетно пытался выяснить, какими факторами определяется это неуклонное постоянство направления движения. Явление это тем труднее объяснить, что с наступлением вечера саранчуки расползаются, забираясь на верхушки стеблей, и так проводят всю ночь. Но утром, как только пригреет солнце, они снова продолжают свой путь, двигаясь в прежнем направлении. Если закрасить им глаза, то они застывают в неподвижности, но в этом нет ничего необычного: ведь у насекомых глаза служат своего рода *органом общего возбуждения* и их сохранность необходима для поддержания нормального уровня активности. Таким образом, в случае саранчи с закрашенными глазами можно скорее говорить об общем падении активности, чем о специфическом подавлении способности ориентироваться. Более интересен тот факт, что стоит покрыть лаком лапки (что не мешает движению), как ориентация серьезно нарушается. Личинка, у которой лапки покрыты лаком, движется в случайном направлении, не совпадающем с движением всей стаи. Возникает вопрос, не вибрацией ли субстрата определяется направление движения? Известно ведь, что чувствительность насекомых к вибрации поистине фантастическая. Но этим нельзя объяснить ни постоянство направления, ни особенно тот факт, что, расползаясь ночью на ночлег, утром насекомые движутся в прежнем направлении. Возможно, у саранчи происходит запечатление положения солнца в момент появления личинок, и в дальнейшем они ограничиваются тем, что придерживаются этого направления, делая, подобно пчелам, поправки на его перемещение в течение дня.

Взрослая саранча перемещается, очевидно, гораздо быстрее и движется иногда на огромной высоте (2000 м и более). Направление сохраняется у взрослой саранчи не так четко, как у личинок, а кроме того, наблюдать ее перемещения гораздо сложнее. Стаи саранчи, огромные тучи красноватого цвета, опускаются и взлетают одновременно, как по команде, подобно стаям скворцов. К этому следует добавить, что никто не может предсказать начала миграции: туча саранчи может внезапно покинуть район с обильным кормом, с тем чтобы приземлиться и погибнуть от голода в пустыне или же ринуться в море. *Саранча мигрирует, потому что ее толкает к этому инстинкт миграции.* Фактически такой вот тавтологией мы и ограничиваемся, пытаясь объяснить это явление: ни голодом, ни жаждой, ни нашествием естественных врагов нельзя объяснить, почему тучи саранчи вдруг поднимаются и перелетают на другое место.

Миграции бабочек. По своим масштабам эти миграции сравнимы с тем, что наблюдается у саранчи: сообщают о миграциях миллионных скоплений бабочек *Danais archippus* на территории США; они летели на высоте 100 м, на протяжении часа затмевая солнце. Причины, порождающие такие несметные скопления бабочек, нам не ясны, так же как и в случае саранчи. Однако здесь, несомненно, существует определенная связь с необычными климатическими условиями. Во всяком случае, перед миграциями бабочки образуют скопления; белянки-боярышницы массами облепляют какое-нибудь дерево, так что оно выглядит совершенно белым; в то же время на соседних деревьях нельзя обнаружить ни одной бабочки. Если бабочек согнать, встряхнув дерево, то они разлетятся, но постепенно, кружась, вновь соберутся вместе и расположатся на каком-нибудь новом дереве или кусте (Пикар).

Бабочки-данаиды в отличие от мигрирующей саранчи, которая ночью рассредоточивается, держатся во время остановок компактной группой. К концу своей осенней миграции бабочки тысячами собираются на определенных, всегда одних и тех же деревьях, не обращая внимания на стоящие рядом деревья того же вида. Вот почему индейцы, которые видят, как эти деревья в определенный период сплошь покрыты бабочками, считают, что здесь обитает какой-то дух (маниту). Отметим, что, хотя деревья, на которых собираются бабочки, одни и те же, сами бабочки, естественно, принадлежат каждый год к другому поколению.

Совершают перелеты (хотя и нерегулярные и не каждый год) также бабочки-репейницы (*Pyrameis cardui*, сем. нимфалид). Размножившись на севере Африки, репейницы достигают Сирии и Турции, а также Центральной Европы; другая их часть достигает Южной Европы; через всю Европу бабочки добираются до Скандинавии и Исландии, где могут даже начать размножаться, но погибают при первых настоящих морозах.

Следует отметить, что во время перелетов поведение бабочек часто бывает необычным. Так, белянки во время миграций обходятся без пищи и летят, не присаживаясь, в одиночку или небольшими группами. Летят они *все в одном направлении*; полет их порхающий, но быстрый (от 10 до 20 км/ч). Иногда высота их полета (от 100 до 200 м) резко превышает высоту, на которой обычно летают бабочки этого вида.

Известны также значительные миграции настоящих стрекоз *Libellula*, образующих огромные стаи длиной в несколько километров, состоящие из особей одного или нескольких видов. Нередко вместе со стрекозами перелеты совершают также другие насекомые, например бабочки или мухи. Эти скопления мигрирующих насекомых могут достигать огромных размеров. Плотность стай не всегда так велика, как у летящей саранчи. *Стрекозы во время миграций не едят.* Летят насекомые по прямой и встречные препятствия не огибают, а перелетают через них; полет обычно происходит против ветра. Обыкновенно насекомые летят вдоль побережья или даже над морем, которое сильно привлекает стрекоз. Полеты часто наблюдаются перед грозой.

Миграции рыб. Я остановлюсь только на двух весьма загадочных примерах — на миграциях угрей и лососей.

Осенью угри покидают пресные воды, где они жили до тех пор, пробираясь даже из изолированных прудов по мокрой траве до ближайшей реки. Спускаясь из одной реки в другую, они достигают моря. Затем все они направляются в Саргассово море, к единственному месту в мире, где можно поймать лептоцефáлов — совсем молодых угрей, только недавно вышедших из икринок. Их подхватывает Гольфстрим и несет постепенно к берегам Европы, в ее континентальные воды. Здесь они поднимаются вверх по рекам, где и живут в пресных водах до наступления половой зрелости. После этого угри, которые в это время называются сивелли, в огромных количествах вновь спускаются в устья рек, образуя часто скопления в несколько километров длиной, метр шириной и полметра толщиной! Никакие препятствия не могут их задержать в это время.

Лососи совершают миграции в направлении, противоположном движению угрей: фазу роста они проходят в море, а для нереста отправляются в пресные воды. После этого молодые и взрослые лососи возвращаются в море.

Механизмы миграции рыб. Согласно Фонтену, миграция лососей к морю регулируется гипофизом, выделяющим в кровь огромное количество тиреостимулина — гормона, активирующего щитовидную железу, которая в свою очередь способствует увеличению общей активности молодых лососей. Тогда они поднимаются со дна реки и выходят в стремнину; уже это само по себе увеличивает их шансы попасть в нижнее течение реки и в море. Почти то же

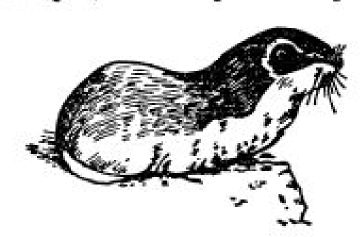
самое происходит и у угрей: во время миграций к морю активность их щитовидной железы возрастает.

Лососи отправляются в море и проплывают сотни километров, прежде чем достигнут определенной «зоны откорма». Впоследствии они возвращаются точно к той реке или даже к той же протоке, которую покинули, а в этой протоке они находят именно то место, где они вылупились из икринок. Это явление — одно из наиболее загадочных в биологии животных; однако проведенные недавно эксперименты, вероятно, смогут пролить на него свет. В самом деле, удалось показать, что лососи обладают удивительно тонким обонянием, позволяющим им различать запах воды из двух разных рек. Это распознавание основано на способности воспринимать запах особой группы летучих соединений, испаряющихся при температуре +25 °C в вакууме. Если у рыб удалить органы обоняния, то они больше не смогут возвращаться к привычному нерестилищу. Тем не менее остается неясным, как лососи, пройдя сотни километров в море, могут точно выбрать вполне определенный эстуарий среди множества других.

Поднимаясь вверх по течению, лососи, видимо, повинуются слепому инстинкту; они преодолевают прыжками нагромождения камней высотой в 2 и 3 м и при этом ничего не едят. Этот путь в верховья рек может продолжаться от нескольких месяцев до года, до тех пор, пока лососи не попадут в ручей с быстрой и холодной водой. Именно в таких ручьях они нерестятся. После трудного путешествия и больших затрат энергии во время спаривания рыбы находятся в столь жалком состоянии, что очень немногим из них удается спуститься вниз и выйти к морю. Молодые лососи, вышедшие из икры в пресной воде, очень прожорливы. Они также возвращаются в море через два-три года.

Миграции птиц. У птиц миграциям предшествует весьма любопытное явление — сбор огромного количества особей, обычно ведущих одиночный и даже замкнутый образ жизни. Примером могут служить всем известные ласточки. Иногда в такие скопления вовлекаются птицы других видов, даже не перелетные (см. выше об аналогичном явлении у стрекоз). Протяженность перелетов совершенно удивительна. Когда на севере стоит зима, острова Тихого океана кишат птицами, прилетевшими из Сибири или с Аляски! Один из видов птиц, камнешарка обыкновенная (*Arenaria interpres*), гнездится в арктических областях, а зимой долетает до Новой Зеландии и до Чили. Но рекорд дальности перелетов принадлежит, видимо, полярной крачке (*Sterna paradisea*), вьющей гнезда в Арктике, до 75° северной широты; зимует же эта птица обычно на побережьях в умеренной зоне южного полушария, хотя, случалось, ее ловили даже в Антарктиде! Таким образом, во время своего ежегодного двойного перелета она покрывает расстояние 12...15 тыс. км.

Миграции млекопитающих. О них известно значительно меньше, чем о миграциях птиц, но они еще более поражают воображение благодаря совершенно удивительным изменениям в поведении мигрирующих животных. Типичным примером служат миграции леммингов (фиг. 43). Это маленькие боязливые грызуны, выходящие из нор только по ночам. Но раз в три, четыре или пять лет они начинают быстро плодиться, покидают норы при свете дня, выходят за пределы своей территории и совершают массовые миграции. Во время миграций лемминги, которые в отличие от саранчи держатся на известном расстоянии друг от друга, движутся все в одном направлении, причем настоящие огромные скопления они образуют только тогда, когда на их пути встречается какое-нибудь серьезное препятствие, например большая река; тогда они миллионами бросаются в воду и плывут прямо вперед, взбираясь на все, что попадается им на пути; лодку, например, они перегружают так, что она идет ко дну (один лемминг весит всего несколько десятков граммов). Они отваживаются даже выплывать в открытое море, и, как свидетельствует Лоран, «в 1868 году один пароход должен был пройти на полной скорости по Трондхейм-фьорду, пока ему наконец удалось выбраться из сплошной массы леммингов, покрывавших всю поверхность бурных вод, так что их бесчисленные головки виднелись над волнами повсюду, насколько хватало глаз». Обычно такой робкий, лемминг не боится в эту пору показываться в городах, в домах, а при случае может даже кинуться на человека и укусить.



Фиг. 43. Лемминг (*Lemmus lemmus*).

Зверьки с маниакальной последовательностью повторяют все, что делают их собратья: стоит одному из них броситься в ров, как за ним последуют другие, пока ров не переполнится до краев; подойдя к краю виадука, они все ринутся в пустоту; они будут плыть по морю все вперед, пока не потонут... Словно какое-то безумие охватывает их.

Известны многочисленные примеры других млекопитающих, которые, подобно леммингам, в определенные периоды как бы впадают в исступление. Например, серые американские белки передвигаются стадами, насчитывающими несколько сотен миллионов особей. Другой пример — южноафриканская газель спрингбок (*Antidorcas marsupialis*); они движутся сплоченными рядами, и если лев попал в их массу, то он оказывается в плену и не может вырваться, несмотря на самые яростные усилия. Случается, что газели покидают великолепные пастбища, уходят в пустыни и гибнут там от голода или же миллионами бросаются в море. У этих

газелей стадное чувство развито настолько сильно, что иногда они объединяются даже с животными других видов, например со страусами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все *нерегулярные миграции*, т. е. те, которые происходят не по годичному циклу, имеют ряд общих черт. Во-первых, эти миграции происходят через сравнительно большие промежутки времени. Их причины пока еще не известны: голод или жажда исключаются, а роль метеорологических факторов хоть и неоспорима, но довольно трудна для интерпретации. Во-вторых, необходимо отметить особое психологическое состояние мигрирующих животных, у которых полностью меняется не только поведение, но иногда даже окраска и морфология (перелетная саранча, бабочки). Миграции явно противоречат инстинкту сохранения вида и часто приводят к массовой гибели животных. Создается впечатление, что животных одолевает приступ безумия, причем это безумие заразительно, так как часто мигрирующие животные увлекают за собой даже особей других видов.

Регулярные, или циклические, миграции, которые происходят у птиц или рыб, следует рассматривать совершенно особо. Предварительная фаза — образование скоплений — в этом случае носит более упорядоченный характер, чем при нерегулярных миграциях. Кроме того, у животных не наблюдается резких изменений в поведении, если не считать самого стремления к миграции. Их перемещения происходят в строгом порядке, в пути они останавливаются для еды и для отдыха. Речь, таким образом, идет о совершенно разных явлениях.

Но как тот, так и другой случаи выдвигают совершенно своеобразные проблемы «социологии животных».

ЭФФЕКТЫ ГРУППЫ И ЯВЛЕНИЕ ФАЗОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

ПЕРЕЛЕТНАЯ САРАНЧА

Скопища перелетной саранчи служат прекрасным примером стай с координированными перемещениями; на этих насекомых было проведено огромное число исследований, которые, естественно, приводят нас к наивысшему проявлению *эффекта группы*, к явлению *фазовой изменчивости*.

Напомним, что бессмертные работы Уварова пролили свет на одну из фундаментальных сторон биологии перелетной саранчи. Он показал, что эти насекомые могут существовать в двух фазах: *одиночной* (тогда они имеют зеленоватую окраску, водятся в определенных строго ограниченных зонах — ареалах зарождения

стай — и не производят опустошений) и *стадной* (у таких насекомых цвет меняется от черного до красноватого, в определенные моменты они покидают область зарождения стай и совершают свои опустошительные нашествия).

Биология одиночной фазы не отличается своеобразием. Это обычная саранча, подчиняющаяся вполне элементарным тропизмам и с известным трудом добывающая пропитание в пустынной зоне — месте ее обычного обитания. Под влиянием малоизученных климатических изменений, происходящих нерегулярно, значительно увеличивается количество корма, и тогда численность саранчи возрастает. В это же время у нее появляется стремление скапливаться на возвышающихся над землей предметах, таких, как редкие пустынные кустарники. У саранчи хорошее зрение, и она издали направляется к этим кустарникам, так что на них скоро собирается значительное число насекомых. Именно с этого момента события начинают развиваться в ускоренном темпе. Окраска личинок, а также пропорции тела личинок и взрослых особей за несколько поколений изменяются. Активность насекомых, их способность к полету и аппетит резко возрастают. Как показали замечательные исследования Альбрехта, в жизнеспособности яиц и развитии личинок происходят изменения. Наконец, плотность стай возрастает в геометрической прогрессии и начинается миграция. Саранча совершает перелеты за многие сотни километров от места выплода, уничтожая на своем пути всю растительность. Но скоро паразиты, различные естественные враги и болезни сокращают ее численность. Тогда под влиянием снижения плотности стай явления, о которых мы говорили, совершаются в обратном порядке. Окраска личинок (численность которых между тем все сильнее снижается) у последующих поколений теряет свою интенсивность и мало-помалу становится зеленоватой; в этом случае говорят о возвращении к «одиночной» фазе. Активность и аппетит уменьшаются, и саранча почти полностью исчезает. В ареале зарождения стай остается лишь несколько насекомых, в течение нескольких лет ожидающих благоприятных условий, прежде чем возвратиться к «стадной» фазе.

Все эти странные явления стали понятнее после исследований Уварова, который работал с одним из видов очень распространенной перелетной саранчи, *Locusta migratoria*. Тогда не было известно, что *Locusta migratoria* и *Locusta danica* на самом деле один и тот же вид, но Уварову удалось показать, что *Locusta danica* — это всего лишь одиночная форма (или *фаза*) *Locusta migratoria*. Потомство выращенной в изоляции черной или красноватой *L. migratoria* было зеленоватого цвета; потомство же *Locusta danica* (личинки зеленоватого цвета) при содержании в садке довольно плотной группой через две-три линьки приобретало черный или красноватый цвет.

В 1941 году я предпринял исследование тех же явлений на пустынной саранче *Schistocerca gregaria*. Я установил, что эффект стадности, или «эффект группы», можно разделить на три стадии в зависимости от возраста и физиологического состояния особей.

СТАДНОСТЬ ЛИЧИНОК

Личинки имеют свойство изменять окраску в зависимости от того, находятся они в группе или же изолированы. Главная роль в этих изменениях принадлежит зрению. Если, например, одиночную личинку поместить в пробирке посреди стаи, то она начнет чернеть, переходя в стадную фазу; если тот же опыт провести в темноте, то она так и останется зеленоватой. Однако отсутствие зрительных раздражителей может компенсироваться раздражителями других модальностей; так, если одиночных личинок содержать в полной темноте группой, то они все же приобретут признаки стадной фазы. В этом случае на первом месте стоит тактильное раздражение и прикосновения усиков.

ИМАГИНАЛЬНАЯ СТАДНОСТЬ

Она проявляется исключительно у самцов, которые, достигнув половой зрелости, приобретают лимонно-желтую окраску, если растут в группе, тогда как в одиночном состоянии остаются сероватого цвета. Когда серого самца помещают в пробирке посреди стадных самцов лимонно-желтого цвета, это не вызывает у него никаких изменений. Можно показать, что удаление антенн у серых самцов, выращиваемых в группе, сильно замедляет или полностью подавляет появление у них желтой окраски. Это явление было детально изучено Эллисом и Норрисом.

Самцы. У *Schistocerca* половое созревание самцов, внешне выражающееся в появлении лимонно-желтой окраски, ускоряется, если насекомых поместить в группу особей того же или старшего возраста; то же самое происходит, если их поместить в очень многочисленную группу самок; объединение с молодыми самцами, напротив, замедляет созревание.

У *Locusta*, как и у *Schistocerca* присутствие взрослых самцов ускоряет созревание, а объединение с молодыми самцами замедляет его. В общей группе тормозящему влиянию молодых самцов противостоит стимулирующее влияние самцов, достигших половой зрелости. Наступает момент, когда влияние этих последних берет верх; у *Schistocerca* это происходит на второй неделе взрослой жизни, а у *Locusta* гораздо позднее; это и заставляет предполагать существование какого-то различия во влиянии самцов у этих двух видов. Изучение *изолированных пар* показало, что у *Schistocerca* спаривание происходит не раньше чем на четвертой неделе или

даже позднее, тогда как у *Locusta* изолированные пары могут спариваться уже на седьмой день.

Влияние объединения в группу на активность. Объединение в группу стимулирует активность у *Schistocerca*. Взрослые самцы подавляют активность молодых, но стимулируют активность старших самцов. Самцы, только что вылупившиеся из яиц, очень активны, и если подсадить к ним взрослых самцов, то эти последние испытывают с их стороны усиленную тактильную стимуляцию, что, вероятно, говорит об участии химических стимулов в подавлении активности.

Самки. Развитие яичников у самок стимулируется одним лишь присутствием самца, даже если не происходит спаривания. Этот эффект обусловлен, по крайней мере у *Schistocerca*, мужским феромоном (см. ниже).

Фактически все эти явления, как считает Лохэр, связаны с феромоном, который в некоторых отношениях можно сравнить с феромоном пчел. Лохэр в качестве теста избрал появление желтой окраски у молодых самцов, которое происходит быстрее при контакте с *желтыми* самцами. Оказалось, что вещество, стимулирующее пожелтение, растворимо в липидах. Достаточно подложить молодому самцу кусок бумажки, смоченный в вытяжке, полученной с помощью липофильных растворителей, из тела желтого самца, как произойдет изменение окраски.

В 1941 году мне удалось показать, что запах, по-видимому, не играет роли в появлении желтой пигментации, поскольку можно в одном термостате вырастить сотню или даже более разделенных друг от друга непрозрачными перегородками самцов, и они не приобретут окраски, характерной для стадной формы, хотя термостат весь пропитан запахом саранчи. Но в то же время я упустил различие между хеморецепцией на расстоянии, которую мы называем обонянием, и контактной хеморецепцией, являющейся чем-то промежуточным между обонянием и вкусом, которая существует у очень многих насекомых.

Именно с этим явлением сталкиваемся мы у самцов *Schistocerca*; бумажка, смоченная феромонами, действует на них только на очень близком расстоянии или при непосредственном контакте. Проводником этой особой чувствительности служат усики. Можно предполагать, что у *Locusta* все происходит аналогичным образом, хотя пока это не доказано.

ПОЛОВАЯ СТАДНОСТЬ

Речь идет о тенденции одиночных самок производить тем больше стадных личинок, чем дольше самец находится с ними в контакте. Тогда среди зеленоватых одиночных личинок первого возраста все чаще появляются совершенно черные стадные личинки

и их относительное число все время возрастает. Альбрехт детальнейшим образом проследил, как влияет объединение в группу на потомство. Вес насекомых при их вылуплении из яиц, а также число яйцевых трубочек зависят от «фазы» матери или даже «бабушки» с материнской стороны. Потомство групповых самок малочисленнее, но зато оно крупнее и происходит из яиц, содержащих большее количество питательных веществ. Влияние «предков» столь велико, что должно смениться не менее трех поколений, прежде чем полностью проявятся признаки *стадной* или *одиночной* фазы.

ГОРМОНАЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ЭФФЕКТА ГРУППЫ У ПЕРЕЛЕТНОЙ САРАНЧИ

Присутствие других особей того же вида вызывает целую серию реакций, в результате которых в организме насекомых происходят гормональные изменения. В этих реакциях, несомненно, участвуют мельчайшие эндокринные железы, расположенные позади мозга, corpora allata, которые, по мнению Джоли, в функциональном отношении несколько напоминают гипофиз. Оказалось, что парентеральное введение одиночной личинке гемолимфы («кровь» насекомых) стадной особи приводит к потемнению рисунка окраски, а фон изменяется с зеленого на желтоватый. Никерсон показал в 1954 году, что вещество, содержащееся в крови и вызывающее эти изменения, можно экстрагировать с помощью эфира. Стьюэл имплантировал corpora allata и corpora cardiaca, что приводило к «позеленению» личинок; это доказывает, что стимулы, определяющие зеленую окраску *Locusta*, возникают при максимальной активности corpora allata, действие которых в свою очередь стимулируется каким-то гуморальным механизмом. Действительно, если перерезать связи corpora allata с центральной нервной системой, то они будут продолжать функционировать. В отличие от Эллиса и Карлайла Стьюэл не обнаружил влияния брюшной железы на пигментацию. Что же касается морфометрических соотношений [1], то, по-видимому, corpora allata не оказывают на них однозначного действия. Кассьер показал, что у самок в группе размеры и активность corpora allata уменьшаются, а плодовитость существенно снижается (уменьшается число оотек, число яиц и число яйцевых трубочек; ритм откладки яиц замедляется). Пересадка самкам corpora allata как бы делает их более «одиночными» (число оотек возрастает при этом на 50%, число яиц — на 23%, а относительное число черных личинок снижается; число яйцевых трубочек увеличивается на 11%). Во всех этих изменениях участвуют также corpora cardiaca.

[1] Соотношение размеров частей тела.— *Прим. ред.*

ФАЗЫ У ДРУГИХ НАСЕКОМЫХ

Явления, аналогичные тем, что наблюдаются у перелетной саранчи, встречаются у многих других животных, хотя и в менее выраженной форме. В первую очередь рассмотрим тех, фазы которых более всего напоминают фазы саранчи.

Фазы у бабочек. Бабочки собираются иногда тучами, не уступающими тучам саранчи. Соответственно гусеницы, собирающиеся в группы, отличаются от изолированных особей.

Лонг проводил систематические исследования, пытаясь обнаружить эффект группы у гусениц различных бабочек. У гусениц десятка широко известных видов, например совки *Plusia gamma* и *Saturnia pavonia* (семейство павлиноглазок), под влиянием группы может поразительно измениться окраска. Обычно цвет гусеницы при групповом образе жизни темнее, чем у одиночной, но у нее могут появиться ярко окрашенные участки, придающие ей совершенно необычный вид. Объединение в группу и в этом случае приводит к ускорению развития и повышению аппетита. Зрение не играет здесь существенной роли: одиночная гусеница, выросшая в изоляции в стеклянной пробирке посреди группы гусениц, останется одиночной. Если же гусеницу поместить в цилиндр, обтянутый кисеей, не позволяющей видеть сородичей, но пропускающей запахи и тактильные раздражения, она потемнеет.

После работ Лонга, проведенных в 1953 году, изучение эффекта группы у отряда чешуекрылых значительно продвинулось благодаря трудам Ивао и его сотрудников. В основном они проводили исследования на одном из видов «ратных червей» — гусенице *Leucania unipuncta*. Заслуга Ивао в том, что он не ограничился изучением изменения окраски и некоторых других биологических характеристик, а пошел дальше, показав, как объединение в группу влияет, в частности, на диапаузу, и шаг за шагом проследил изменения всей физиологии этих насекомых.

Фазы у сверчков. За последнее время одной из наиболее интересных работ, связанных с изучением эффекта группы, было, несомненно, исследование Фюзо-Брэша. Оно было выполнено на сверчках *Gryllus bimaculatus*.

По мнению Левиты, посветлению окраски насекомых в стадной фазе способствуют главным образом осязательные и в меньшей степени зрительные, обонятельные и вибрационные раздражители. Посветление окраски можно в какой-то мере вызвать, если содержать сверчка в изолированном садке с тремя зеркальными стенками. Напротив, отсечение усиков вызывает у насекомых, живущих группой, характерное для одиночной стадии потемнение. Оказалось, что раздражители, способствующие проявлению эффекта группы, не являются видоспецифичными. Так, этот эффект наблюдается при объединении *G. bimaculatus* с *G. campestris* (но не с *G. posticus*).

ЭФФЕКТ ГРУППЫ КАК ТАКОВОЙ

На мой взгляд, к явлению *фазовой изменчивости* следует относить все те случаи, когда не только скорость роста, но и морфология, пигментация и различные характеристики поведения (например, активность) зависят от объединения в группу. К эффекту же группы в строгом смысле слова следует относить те случаи, когда только скорость роста и различные показатели метаболизма зависят от жизни в группе.

Эффект группы у Zonocerus. Прекрасным примером переходного случая служит мелкая саранча *Zonocerus variegatus*, которая иногда скапливается в больших количествах; однако скоплениям *Zonocerus* далеко до туч перелетной саранчи. Выращивание в группе или в изоляции не вызывает у этих насекомых никаких изменений в морфологии или пигментации. В то же время достаточно на участке площадью 3600 см² поместить две особи *Zonocerus*, чтобы это вызвало ускорение их роста. Если, однако, на той же площади поместить 3 или 4 насекомых, то рост замедляется. У настоящих мигрирующих видов, например у пустынной саранчи, рост ускоряется при наличии двух насекомых на площади 2600 см², а с увеличением плотности группы *положительный эффект только усиливается.* У *Locusta*, другого мигрирующего вида, аналогичное влияние на рост отмечается в очень плотной группе (свыше четырех личинок на 1000 см²). Оказалось, что сенсорные механизмы, ответственные за эффект группы, у крупных саранчовых и у *Zonocerus* различны. Напомним, что у пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria*) первостепенная роль принадлежит зрительному раздражению, хотя оно может дополняться тактильным раздражением. У *Zonocerus* рост личинок, помещенных в стеклянной пробирке посреди сородичей, не ускоряется; однако если их держать под колпачком из металлической сетки, то отмечается ускорение роста (Вюйом, 1955).

Эффект группы и физиологическое состояние родителей у домового сверчка. Если поместить в пробирку две или три недавно вылупившиеся личинки одного возраста, то никакой разницы между ними и изолированными личинками не наблюдается. Только потомство *немолодых самок* (содержавшихся после последней линьки в течение месяца при температуре 30 °С) оказывается более или менее чувствительным к групповому образу жизни. В этом случае личинки, сгруппированные по две и особенно по три, бывают значительно крупнее изолированных. Ничего подобного не отмечается у особей, происходящих от *молодых самок*; неопределенные результаты получены при изучении потомства самок среднего возраста. Потомство молодых самок и старых самцов нечувствительно к групповому образу жизни, тогда как потомство старых самок и молодых самцов подвержено влиянию группы.

Следовательно, здесь имеет значение именно *«преклонный» возраст самок.* Раздражители, обусловливающие ускоренный рост личинок в группе, воспринимаются церками [1] и антеннами. Если у сгруппированных личинок удалить эти органы, то они перестают чем-либо отличаться от изолированных (Шовен, 1957).

Во всех приведенных случаях (*Zonocerus*, домовый сверчок, *Locusta*, *Schistocerca*) эффект группы обусловлен *обменом только сенсорными раздражителями.* Однако известны случаи, когда главная роль принадлежит *обмену веществами* между насекомыми, а обмен раздражителями имеет второстепенное значение; случается, что насекомые обмениваются только веществами. Следовало бы подумать о более широкой классификации, в которой нашлось бы место всем проявлениям эффекта группы, определяющие факторы которых не известны.

Эффект группы у тараканов. Прусаки (*Blattella germanica*) обмениваются и веществами, и раздражителями; рост изолированных личинок прусака протекает лишь ненамного быстрее, чем личинок, сгруппированных по 2, 3 или 10 в пробирках объемом 35 см³. В группе же из 5 личинок (т. е. 1 личинка на 7 см³ жизненного пространства) рост явно ускоряется по сравнению с ростом одиночек и личинки гораздо раньше проходят завершающую, имагинальную линьку. То же самое наблюдается, если две особи поместить в пробирку объемом не 35, а 14 см³. В данном случае существование некоего оптимального объема не связано с накоплением респираторных метаболитов, поскольку эта закономерность сохраняется и при содержании насекомых в проветриваемом помещении. Зрительные раздражители, по-видимому, не играют никакой роли, поскольку у изолированного таракана, помещенного в стеклянной пробирке посреди многочисленного скопления других тараканов, никакого ускорения роста не наблюдается. Если же у тараканов, сгруппированных по 10, отсечь антенны, то скорость их роста снизится до уровня, характерного для одиночек. Следовательно, эффект группы опосредуется через антенны. Определенную роль играет и добавление к корму продуктов обмена веществ. Если в пищу в различных соотношениях добавлять высушенные при 100 °С и измельченные в порошок экскременты тараканов, то заметное ускорение роста наблюдается, начиная с 1%-ной добавки, и достигает максимума при 5%-ной добавке. Активный фактор растворим в эфире, теплоустойчив и медленно изменяется под влиянием воздуха и света. Экскременты других тараканов, *Blabera* и *Periplaneta*, примешанные к корму личинок прусака, никак не влияют на их рост. В нормальных условиях корм сгруппированных насекомых более загрязнен экскрементами, чем у оди-

---

[1] Церки — концевые выросты на последнем членике брюшка насекомых.— *Прим. ред.*

почек, и, казалось бы, они должны расти быстрее, а происходит как раз обратное. Дело в том, что возбуждение через усики, подавляющее рост, намного действеннее стимулирующего влияния экскрементов.

Эффект группы при обмене веществами. Хорошим примером могут служить пчелы; они неспособны жить сколько-нибудь продолжительное время в изоляции и в очень большой степени зависят от обмена кормом, содержащим витамины и другие вещества, необходимые для поддержания жизни. Природа этих веществ еще не выяснена до конца. Во всяком случае, известно, что и при изобилии корма пчела погибает, если она лишена возможности обмениваться веществами со своими сородичами.

ЭФФЕКТ МАССЫ

Грассé с полным основанием подчеркивал различие между эффектом группы и эффектом массы. Известно, например, что стоит насыпать в плошку с несколькими долгоносиками немного зерна, и через некоторое время эти насекомые так расплодятся, что заполнят всю плошку. В популяции, достигшей определенной плотности, возникает целый ряд явлений, способствующих ограничению дальнейшего роста. Чаще всего такое самоограничение связано с простой интоксикацией. Ясно, что вопрос этот относится скорее к «демографии» животных, и мы не будем заниматься им непосредственно. Что касается эффекта группы, то, как мы видели, это явление совершенно иного порядка; здесь речь идет о настоящем общественном взаимодействии, основанном на взаимном восприятии двух особей. Представление о *двух особях* в противовес изолированной особи является основополагающим: можно утверждать, что если *два животных, живущих вместе на неперенаселенной территории, где имеется вдоволь корма и воды, по своей физиологии или поведению отличаются от изолированного животного, то речь идет об эффекте группы.* Когда же на небольшом пространстве размножается слишком много животных, а пищи и воды недостаточно, кривая роста популяции будет так или иначе меняться, но эти изменения будут зависеть от эффекта массы. Эффект группы в этих условиях завуалирован. Следует помнить, что *эффект группы обычно выражается в ускорении, а эффект массы — в замедлении роста* (у долгоносиков, комаров, дрозофилы, мельничной огневки и т. д.). Такое замедление вызывается различными причинами: пища загрязняется экскрементами или секретами наружных желез, которые в высокой концентрации токсичны, много яиц уничтожают хищники и т. д.

ГРУППЫ, ОБЪЕДИНЯЮЩИЕ НАСЕКОМЫХ РАЗНЫХ ВИДОВ

Под *межвидовыми* (или *гетеротипическими*) подразумеваются такие группировки, когда на ограниченном пространстве размножаются насекомые более или менее далеких видов; до сих пор мы говорили о *гомотипических* группах, состоящих из особей одного и того же вида. И хотя изучение гетеротипических групп не относится непосредственно к науке о поведении общественных животных, явление это как единственный в своем роде пример межвидовой конкуренции столь своеобразно, что мы должны уделить ему несколько строк.

Специально исследованиями гетеротипических групп занимаются американские ученые школы Парка. При смешанном разведении двух видов жуков-чернотелок, *Tribolium confusum* и *Tribolium castaneum*, популяция в целом развивалась на так, как это характерно для гомотипических групп этих насекомых: оказалось, что *T. castaneum* тормозит развитие *T. confusum*, но это торможение того же порядка, что наблюдается в гомотипических группах *T. confusum*.

В то же время *T. confusum* непосредственно подавляет откладку яиц у *T. castaneum*. В каком-нибудь замкнутом сосуде при длительной конкуренции *T. castaneum* в конце концов устраняет *T. confusum*, но на это ему зачастую требуется большой срок — несколько лет. Можно создавать условия, более благоприятные для одного или другого вида, комбинируя различным образом температуру и влажность, на которые эти виды реагируют по-разному. И все же при комбинации, несомненно выигрышной для одного вида, а именно для *T. castaneum*, в каком-то небольшом проценте опытов постоянно получается неожиданный результат: *T. confusum* берет верх над *T. castaneum*. Парк и Ллойд решили проверить, не образовались ли путем естественного отбора такие *T. confusum*, которые способны успешно конкурировать с *T. castaneum*, что довольно маловероятно, так как *Tribolium* размножается медленно и число поколений не столь уж велико, чтобы здесь мог сказаться отбор. Парк и Ллойд выделяли «победоносные» линии *T. confusum* и снова объединяли их с *T. castaneum*; однако никаких новых результатов они не получили: процент опытов, в которых побеждали *T. castaneum*, остался прежним; не изменилось и время, затрачиваемое на то, чтобы *T. castaneum* устранил *T. confusum*. Все, очевидно, зависит от каких-то начальных условий, которые еще только предстоит выяснить. Впрочем, есть в этом открытии «победителей из рядов побежденных» масса интереснейших перспектив, в особенности если окажется, что его нельзя объяснить естественным отбором. Приспособление популяции к присутствию близкого, но антагонистического вида и выделение из нее с помощью неизвестного пока механизма некоего

ядра, способного к сопротивлению,— здесь есть над чем задуматься. К сожалению, это и без того сложное явление еще более усложняется *существованием внутри одного и того же вида биологических рас*, обладающих различными возможностями; различия же между этими расами иногда чрезвычайно тонкие. Берч исследовал взаимоотношения *Rhizopertha domenica* с двумя расами рисового долгоносика *Calandra oryzae*, различающимися по размерам. На кукурузе при 29 °С крупные долгоносики истребляют мелких, на пшенице происходит обратное. Если объединить на пшенице *Rhizopertha* с мелкими рисовыми долгоносиками, то окажется, что при 32 °С доминирует *Rhizopertha*, а при 29 °С — долгоносики.

Таким образом, оказывается, что группа, способная вести борьбу против конкурирующего вида, может образоваться не только в гомогенной популяции (здесь речь идет не об активной борьбе: животное пассивно обороняется, а не нападает); *у многих видов, состоящих на самом деле из нескольких рас и более мелких групп, способность к адаптации и сопротивлению развита даже в еще более высокой степени.*

ЭФФЕКТ ГРУППЫ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Земноводные. Бильски еще в 1921 году обратил внимание на то, что размеры головастиков зависят от величины аквариума, хотя корм всегда имеется в изобилии. Но лишь в 1958 году Ричардс показал, что головастики, содержащиеся в группе, образуют какое-то активное вещество, замедляющее или даже полностью подавляющее рост других головастиков. Оно выделяется в воду и при центрифугировании выпадает в осадок. Этот осадок содержит огромное количество округлых клеток, найденных также в экскрементах и пищеварительном тракте головастиков. Ничего подобного не наблюдается у изолированных особей, но стоит их объединить в группу, и через какой-нибудь час или два в их кишечнике появляются эти клетки. Наоборот, как только одного из членов группы изолировать, эти клетки исчезают, а рост становится нормальным. К сожалению, не известно, каков механизм действия этих образований. Аналогичное явление совсем недавно было обнаружено у многих рыб. Так, например, *Tanichtys* и *Barbus* выводят до 200 мальков, из которых выживает всего какихнибудь 20. Но число выживших мальков можно значительно увеличить, меняя воду в аквариуме три или четыре раза в день.

Рыбы. Самки тилапии (*Tilapia macrocephala*) роют гнездо и мечут икру только в том случае, когда видят особь своего вида, безразлично самца или самку, пусть даже она находится за стеклянной перегородкой. Изолированная самка мечет икру очень редко (Аронсон, 1944).

Золотые рыбки при групповом содержании потребляют больше кислорода; оказалось, что одного вида другой золотой рыбки, даже мертвой, бывает достаточно для того, чтобы у них повышалась интенсивность обмена веществ. Если золотых рыбок сгруппировать в полной темноте или же удалить им предварительно глаза, то потребление кислорода остается у них на том же уровне, что и у изолированных особей. В то же время если банку с изолированной особью поместить в аквариум, где плавают другие золотые рыбки, или просто поставить в банку зеркало, то обмен у рыбы усилится. Такую же реакцию вызывает вид рыбы, выкрашенной в серый или черный цвет, что говорит о преобладающем значении формы по сравнению с цветом.

Шэн тщательнейшим образом изучил влияние окружающей среды на *Xiphophorus maculatus*. У особей, которые были выращены в полной изоляции, так что не могли видеть ни сородичей, ни окружающей аквариум обстановки (аквариум был сделан из деполяризующего стекла), половое развитие полностью подавлялось. Если же рыбы могли видеть окружающую обстановку, хотя и не видели других особей своего вида, заметного торможения не наблюдалось. Наоборот, если рыба видела сородичей, но не видела окружения аквариума, то половое поведение несколько задерживалось. Следовательно, можно заключить, что *восприятие сородичей менее существенно, чем восприятие обстановки.* Следует добавить, что, однажды прекратившись, половое развитие уже не возобновляется даже в присутствии самок. Возражение Тинбергена, который выращивал в полной изоляции колюшек от икринки до взрослого состояния и обнаружил у них нормальное половое развитие, неосновательно: дело в том, что он не проконтролировал возможность зрительного восприятия окружающей среды.

Птицы. Общеизвестен классический случай с голубями; еще в 1939 году Мэтьюс показал, что самки, изолированные от других голубей только зрительно, но воспринимающие их запах и звуки, не откладывают яиц. Если же они видят других голубей или хотя бы свое собственное отражение в зеркале, то они начинают откладывать яйца. Следует отметить также влияние ухаживаний самца, даже если он отделен от самки стеклянной перегородкой. Недавно было экспериментально показано, что способность к размножению у самки частично или полностью подавляется, если за перегородкой поместить кастрированного самца, у которого брачные демонстрации редуцированы или вообще отсутствуют. Об аналогичном явлении сообщил Уитчи: он показал, что секреция зобного молочка у самца голубя возможна только в том случае, если он видит другого голубя.

ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ И ПОВЕДЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Интерес к вопросу о росте популяций животных возник очень давно. Сначала рост популяции пытались описать с помощью простого математического выражения, и на первых порах казалось, что так называемая *логистическая* кривая вполне точно отражает суть явления. Первым применил ее к демографии в 1839 году Ферхюльст. Уравнение этой кривой можно написать в виде

$$\frac{dN}{dT} = rN(1 - N/K),$$

где N — численность популяции, T — время, r — максимальная скорость прироста, а K — асимптота или уровень насыщения. Согласно этой формуле, рост популяции вначале идет медленно, затем резко ускоряется, потом снова замедляется, так что образуется S-образная кривая. Пирл (1920—1925) приложил много усилий к тому, чтобы сделать эту кривую применимой для описания роста любой популяции — от дрозофилы до человека. Кларк даже попытался с помощью этой кривой предсказать, каково будет население США в 2100 году; у него получилась цифра 184 млн. человек. Это были попытки с явно негодными средствами, поскольку эта кривая приложима далеко не ко всякой популяции. Кристиан считал, что эта кривая достаточно точно описывает рост популяции серых мышей, но Саузвик, исследовавший 52 популяции мышей, считает, что кривая Ферхюльста в этом случае неприменима. После глубокого критического анализа Андреварта и Берч пришли к выводу, что рассматриваемая кривая адекватно описывает рост популяции простых организмов, например парамеции, но неприменима для высших животных. Теперь ясно, что демографы-математики начисто пренебрегли некоторыми весьма важными факторами, среди которых наиболее существенны взаимодействия животного с окружающей средой и друг с другом. Но чтобы разобраться в этом, начнем с того, что рассмотрим, как изменяются функции надпочечников при различных эмоциональных состояниях и агрессивности.

НАДПОЧЕЧНИКИ, ЭМОЦИОНАЛЬНОСТЬ И АГРЕССИВНОСТЬ

Кеннон, рассматривая физиологические механизмы таких эмоциональных состояний, как страх, ярость, печаль и т. д., пришел к выводу о первостепенном значении *надпочечников*. Сильные внешние воздействия, так же как и прямое раздражение висцерального нерва, вызывают целый ряд реакций, в частности пилоэрекцию, расширение зрачков, сокращение мышц, повышение артериального давления и содержания глюкозы в крови, ускорение ритма сердца, увеличение числа эритроцитов в крови и прекращение перистальтики желудка. Поскольку все эти явления могут быть вызваны также инъекцией адреналина, Кеннон приписал их действию надпочечников, точнее, их мозгового вещества, секретирующего адреналин. Как указывает Гельгорн, значительная часть явлений, описанных Кенноном, вызывается главным образом другим катехоламином — норадреналином.

Во всяком случае, известно, что у выросших в группе мышей (Буллог, 1952) и у многих диких копытных, содержащихся в зоологических садах группами (Кристиан, 1960), обнаружена гиперплазия мозгового вещества надпочечников; у крыс в группе наблюдается гипергликемия (Эккер, Крейтнер, Джейкобс, 1963). Перенаселенность очень часто приводит к резкому росту смертности (Кристиан, 1960), которая, вероятно, зависит от плотности группы. При этом отмечаются симптомы, весьма напоминающие симптоматику истощения мозгового вещества надпочечников, приводящего к гипогликемическому шоку; у зайцев (*Lepus americanus*) и у полевок (*Microtus arvalis*) в подобных условиях перед смертью можно обнаружить уменьшение содержания гликогена в печени и гипогликемию.

«Стресс» и кора надпочечников. Селье в своей *теории стресса* основную роль отводит не мозговому веществу, а коре надпочечников. Селье описал всю последовательность сопровождающих агрессию реакций, назвав ее *общим адаптационным синдромом.* В нем различают несколько фаз. Первая из них — так называемая *реакция тревоги*; она сопровождается понижением температуры, уменьшением объема циркулирующей крови и снижением артериального давления, гипохлоремией, торможением нервной активности и процессов обмена веществ. Затем наступает вторая фаза, или *реакция резистентности.* Для нее характерны реакции, обратные тем, которые сопровождают первую фазу. Если агрессия продолжается, то наступает третья стадия — *стадия истощения*, сопровождающаяся теми же явлениями, что и стадия «тревоги», и приводящая к гибели организма.

Эти три фазы связаны с разными гормонами коры надпочечников. На первой стадии передняя доля гипофиза секретирует АКТГ (адренокортикотропный гормон), вызывающий секрецию кортикоидов. На второй стадии происходит ресинтез кортикоидов и железа гипертрофируется. На третьей стадии секреция кортикоидов снова снижается и соответственно уменьшается вес железы. Селье считает, что усиленная секреция кортикоидов стимулирует катаболизм; в результате вес тела уменьшается, возрастает чувствительность к заболеваниям, ослабляется функция половых желез, ухудшается водный обмен и т. д.

РАЗЛИЧНЫЕ РЕАКЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С ЖИЗНЬЮ В ГРУППЕ

Изменения в поведении. По данным Маркса (1956), крысы, выращенные в группе, обучаются нажимать на рычаг быстрее изолированных, а Додж наблюдал такую же закономерность при испытаниях крыс в аппарате Хебба — Уильямса.

В равной мере объединение в группу влияет и на *эмоциональное поведение*, но не всегда легко определить, возбуждено животное или спокойно. Тиссен и Роджерс, например, обнаружили возрастание активности крыс и мышей в группе, что является у них признаком снижения эмоциональности. Впрочем, другие авторы сообщают, что крысы, содержащиеся в группе, когда их берет экспериментатор, пищат сильнее и дефекация у них чаще, чем у изолированных. Гриффитс подвергал изолированных крыс ударам тока нарастающей силы и обнаружил, что порог избегания у них гораздо выше, чем у крыс, выращенных в группе. Следует помнить, что, говоря об «изоляции», различные авторы подразумевают лишь большую или меньшую ее степень.

Нужно также отметить, что большинство авторов, изучавших *эмоциональность* и *агрессивность* в популяциях диких или лабораторных крыс и мышей, утверждают, что с ростом плотности популяции эти свойства усиливаются, причем в группах со стабильной иерархией это усиление выражено слабее. Поскольку, как известно, изоляция также приводит в ряде случаев к возрастанию эмоциональности и агрессивности, определенная степень социального взаимодействия, вероятно, необходима для нормального развития животного.

Эффект группы и «демографические» сдвиги. Во многих группах животных равновесие между числом рождающихся и умирающих особей поддерживается с трудом. Если, например, в стабильную популяцию крыс с высокой плотностью ввести несколько чужаков, *одновременно удалив равное число постоянных ее членов*, то, как это ни парадоксально, численность популяции резко снизится. Стабильная же популяция малой плотности не пострадает. Вероятно, в первом случае нарушения вызываются резким усилением соперничества между животными.

Кристиан наблюдал за размножением популяции мышей в террариуме, где им был предоставлен в изобилии корм. Рост популяции в этом случае описывался S-образной кривой, но с увеличением плотности детеныши каждого последующего поколения были все более слабыми. Их очень рано переставали вскармливать, а в желудках погибших мышат часто не находили никаких следов материнского молока, что свидетельствует о серьезных нарушениях лактации у самок. Число беременностей уменьшилось на 18%,

число вынашиваемых эмбрионов сократилось на 13%, а число эмбрионов, рассасывающихся во время беременности, возросло на 58%. У животных из групп с большой плотностью наблюдалась гиперплазия пучковой зоны коры надпочечников и атрофия половых органов. У самцов в норме зона X атрофируется под влиянием секреции андрогена; в группах же с высокой плотностью атрофия зоны X у молодых мышей задерживалась, так же как и начало сперматогенеза.

Особенно важно отметить, что уменьшение веса тела, гибель зародышей, уменьшение числа детенышей и ухудшение лактации наблюдаются уже у *животных первого и второго поколений*. Оказалось также, что потомство изолированных самок и самок, содержавшихся в группе, различается и по степени эмоциональности. Например, по данным Келли, детенышам белых лабораторных мышей, содержащихся в группе, для того чтобы решиться выйти в незнакомое место, требуется больше времени, чем потомству одиночных матерей. Между тем у мышей линии C 57 BL/6 Либерман обнаружил совершенно противоположную картину; он предполагает, что различие в данном случае связано с особенностями функционирования коры надпочечников у мышей этой линии.

Отметим, что Фликингер и Зигель обнаружили аналогичную зависимость между плотностью популяции, эндокринной активностью и поведением у различных птиц.

Некоторые биохимические изменения в мозгу при групповом воспитании. Креч с сотрудниками показал, что в коре головного мозга крыс, выращенных в обогащенной среде (см. далее), содержится меньше, а в подкорковых структурах — больше холинэстеразы. Эти же изменения, хотя и в меньшей степени, могут быть вызваны одним только содержанием в группе; для достижения максимального эффекта необходимо сочетание «обогащенной» среды и объединения в группу. Тиссен с сотрудниками показал, что сложность и разнообразие среды вызывают также гипертрофию надпочечников. Возникает вопрос, какое из этих изменений первично. Тиссен, Золман и Роджерс предполагают, что существует зависимость между изменениями функции надпочечников и содержания холинэстеразы в тканях мозга. Однако оказалось, что регулярные инъекции АКТГ не влияют на содержание холинэстеразы, хотя и приводят к увеличению веса надпочечников. Таким образом, по мнению Золмана, содержание холинэстеразы не зависит от функции надпочечников. Шеллхаммер обнаружил корреляцию между поведением популяции грызунов в естественных условиях и содержанием в тканях мозга холинэстеразы.

Различия в проявлении эффекта группы у разных генетических линий. У разных линий мышей все эти изменения надпочечников, о которых мы говорили, протекают по-разному. У диких мышей они выражены сильнее; именно у этих мышей часто наблюдается

характерное для истощения надпочечников уменьшение содержания в них липидов. И если у животных всех других линий при объединении в группу наблюдается возрастание общей активности, то лишь у линий C 57 BL/6 и C3H/2 оно сопровождается увеличением веса надпочечников. У самцов многих линий атрофируются семенники.

Поведение животных гораздо чувствительнее к изменениям плотности популяции, чем эндокринная система, и изменения в поведении проявляются гораздо раньше, чем в гипофизе, надпочечниках и половых железах. Создается впечатление, что некоторые различия между линиями обусловлены разной агрессивностью или же отсутствием устойчивой иерархии.

Различия, связанные с полом. С увеличением плотности популяции самки рождают меньше детенышей и половое созревание у них замедляется, но их надпочечники изменяются не столь заметно, как у самцов. Это, несомненно, связано с тем, что самцы гораздо агрессивнее самок. Имеются тому и другие причины: Кристиан показал, что у самок надпочечники реагируют на перенаселенность так же, как и у самцов, разрастанием пучковой зоны, но при этом у них сильнее деградирует зона X, за счет чего общая гипертрофия надпочечников у самок выражена слабее, чем у самцов. Известно, что у самок после наступления половой зрелости зона X сохраняется благодаря выделению лютеинизирующего гормона (ЛГ) и, напротив, разрушается под влиянием андрогенов. Возникает вопрос, не происходит ли при перенаселенности усиления секреции андрогенов и (или) уменьшения секреции ЛГ гипофизом.

Петрусевич обратил внимание на то, что в процессе роста популяции число самок начинает превосходить число самцов; вблизи вершины кривой, как раз перед спадом, численность особей обоих полов выравнивается, но затем из-за драк между самцами и повышенной смертности среди них относительное число самцов вновь снижается.

Влияние низкой плотности популяции. В разных линиях оно проявляется по-разному. По данным Саузвика, в линии CFW смертность в группах из 4 и из 8 особей выше, чем в группах из 16 особей. Однако, по данным Крау и Миркайи, смертность максимальна, если группа состоит из 4 самцов и 4 самок (всего 8 животных), во всех же прочих случаях смертность ниже.

Некоторые авторы утверждают, что половая активность выше у крыс, объединенных в группу, но на этот счет высказывается и противоположная точка зрения. Однако никто не уточнил, где при этом находились крысы; во всяком случае, металлическая клетка, в которой крыс обычно содержат в лаборатории, не годится для подобных исследований. Следует отметить, что Кристиан, Тиссен и другие авторы обнаружили влияние группового содер-

жания на надпочечники у мышей при сохранении постоянного жизненного пространства.

Плотность популяции и болезни. Необычно высокая смертность в популяциях с высокой плотностью привлекла внимание многих исследователей. Кристиан интерпретирует этот факт исходя из особенностей действия гормонов коры надпочечников. Известно, что глюкокортикоиды оказывают противовоспалительное действие, тогда как минералокортикоиды, например дезоксикортикостерон и альдостерон, напротив, способствуют развитию воспалительных процессов. Таким образом, защитные реакции организма могут ослабиться или усилиться при нарушении баланса между этими двумя типами стероидных гормонов.

Не следует, по-видимому, все случаи массовой смертности в популяциях с очень высокой плотностью приписывать болезням. Прежде всего распространение болезни не всегда возможно проконтролировать во всех этих случаях; к тому же смертность часто бывает высокой и без всяких болезней. Создается впечатление, что чисто функциональные изменения, связанные, например, с нарушением иерархии, соперничеством, раздражением адреналовой системы, играют даже более важную роль, чем патологические процессы.

ЖИЗНЬ В ГРУППЕ И ФУНКЦИИ ГИПОФИЗА, НАДПОЧЕЧНИКОВ И ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

До недавнего времени экологи считали, что судьба популяции зависит только от наличия пищи и убежищ. Однако оказалось, что часто весьма существенные изменения среды никак не отражаются ни на плотности популяции, ни на ее росте. Кристиан предложил тогда теорию саморегуляции, основанную на принципе обратной связи. Согласно его представлениям, повышение плотности популяции влечет за собой повышение активности гипофиза и надпочечников у животных; в результате снижается активность половых желез и соответственно уменьшается в конечном счете плотность популяции. Изучая на протяжении двух лет популяцию крыс, Кристиан и Дэвис обнаружили явную корреляцию между весом надпочечников и гипофиза и численностью популяции; в свою очередь в весе обеих желез также отмечалась корреляция. Эти данные подтвердились и при отловах диких крыс с целью дератизации.

Аналогичную корреляцию обнаружили Водзицки и Робертс в 1960 году у кроликов Новой Зеландии, а также у других млекопитающих. Реакция самцов на повышенную плотность выражена сильнее, чем у самок, но *стресс проявляется только в увеличении размеров надпочечников, причем кролики из популяций с более высокой плотностью даже крупнее и выглядят обычно лучше.*

Ховард объясняет это тем, что в Новой Зеландии с ее частыми дождями и буйной растительностью только плотная популяция в состоянии поддержать наилучшие для размножения условия (низкий травостой с проплешинами).

У полевок размеры надпочечников также зависят от величины популяции.

Возникает вопрос, не драки ли служат причиной описанных выше изменений в надпочечниках. Некоторые именно так и полагают. Кларк, например, помещал полевку в клетку, в которой уже находилась пара полевок. Очень скоро ее надпочечники и селезенка гипертрофировались, тимус же, напротив, атрофировался. Другие авторы показали, что увеличение веса печени, селезенки и надпочечников и соответственно уменьшение веса тела и атрофия тимуса максимальны именно у животных с наиболее серьезными ранениями. Саузвик и Блэнд, изучавшие группы по 4, 8 и 16 мышей, не обнаружили существенной разницы в весе надпочечников у интактных животных из этих групп; в то же время у раненых животных вес надпочечников был выше. Только ли этим объясняется возрастание веса надпочечников? По-видимому, нет, так как, по данным Кристиана, оно не зависит от числа шрамов у мышей (такие же результаты получил Барнет на крысах).

Гистологический контроль показывает, что у подчиненных животных суданофилия снижается (это указывает на потерю жиров и, следовательно, на повышенную активность надпочечников); напротив, у доминирующих животных эти изменения в надпочечниках выражены гораздо слабее. В общем физиологическое состояние надпочечников зависит не от драк, а от иерархического положения особи. Активность препуциальных желез связана с весом надпочечников обратной зависимостью. Что касается половых желез, то вес их настолько изменчив, что здесь трудно говорить о какой-либо зависимости от иерархического положения животного. Кристиан пришел к выводу, что эффект группы тем слабее, чем выше иерархический ранг животного и чем стабильнее иерархия. Отсюда следует, что популяции с устойчивой иерархией могут благополучно достигнуть значительной плотности без каких-либо вредных последствий для своих членов. Вандерберг подтвердил наличие обратной зависимости между иерархическим рангом и активностью надпочечников, использовав в качестве тестов на эту активность одновременно вес надпочечников и *эозинопению*. Как показал Тиссен, изменение привычных условий среды сопровождается увеличением агрессивности и усилением реакций со стороны надпочечников, тогда как введение транквилизаторов (данные Кристиана) дает противоположный эффект. Итак, важны не драки и ранения сами по себе, а *соперничество между животными*.

ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ КАК ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЭФФЕКТ ГРУППЫ

Однако все изложенные теории сильно упрощают дело. Ропартц отметил, что *характерную гипертрофию надпочечников у мышей может вызвать просто запах группы чужих мышей*: если при этом мышам заткнуть уши, то результат будет таким же. Опыт ставится таким образом, что мыши не могут видеть животных, от которых исходит запах. Однако запах *кастрированных самцов* не вызовет никакого увеличения надпочечников. Добавим, что сгруппированные кастрированные самцы не проявляют агрессивности, а размеры надпочечников у них не больше, чем у изолированных; то же самое можно сказать про *лишенных обоняния самцов*, содержащихся группой. Между тем кастрированные самцы могут реагировать на запах интактных и при этом их надпочечники гипертрофируются. Таким образом, хотя сами они и не могут быть источником соответствующих обонятельных раздражителей, но *способны реагировать на них*.

Второй тест, более чувствительный и быстрый, позволил Ропартцу лучше понять это явление. Речь идет о возрастании активности мышей, воспринимающих запах чужой группы. Было замечено, что для появления реакции достаточно запаха мочи животных чужой группы; при этом оказалось, что в моче кастрированных мышей присутствуют лишь следы активного начала («фактор мочи»). Чтобы полностью подавить реакцию на чужую группу, необходимо удалить ладонные железы, сильно развитые у мышей. Оказалось, что если мышей, составляющих одну группу, рассадить по индивидуальным загончикам из металлической сетки (причем загончики расположены бок о бок), то запах такой группы будет вызывать лишь очень слабую реакцию, не более интенсивную, чем реакция на запах одиночной мыши. Для эффективного образования «фактора мочи» необходим непосредственный контакт между мышами. Исходя из этого, Ропартц предположил, что *«фактор мочи» соответствует запаху группы, а запах ладонных желез — индивидуальному запаху*.

Что же остается после экспериментов Ропартца от теории стресса (как объяснения эффекта группы у мышей)? Один запах интактных самцов вызывает менее заметное увеличение надпочечников, нежели объединение в группу, когда, очевидно, может свободно проявляться агрессивность. Следовательно, эмоциональное состояние, вызываемое драками, т. е. стресс, должно играть определенную роль. Но в то же время можно считать доказанным, что реакцию со стороны надпочечников вызывает и один лишь запах. Итак, *эффект группы у мышей лишь частично объясняется теорией стресса*. Очевидно, отсутствие реакций со стороны надпочечников у кастрированных и лишенных обоняния мышей, когда

те и другие содержатся группами, отчасти объясняется полным отсутствием у них агрессивности.

Остается открытым вопрос: распознают ли мыши запах своей собственной группы? Мы уже видели, что они способны отличать запах изолированной особи от запаха группы. Ропартц поставил такой эксперимент. В клетку с мышами он пропускал воздух, насыщенный запахом собственной группы; оказалось, что в этом случае они никак не реагируют на запах в отличие от того, что наблюдается, когда они ощущают запах чужой группы. Можно, таким образом, считать доказанным, что мыши распознают запах своей группы. Вероятно, это распознавание основано (как и у пчел) на восприятии смеси из различных запахов в разных пропорциях; это и есть то, что мы называли фактором мочи, который и определяет специфический запах каждой группы.

ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ И РАЗМНОЖЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Давно известно, что при размножении млекопитающих важную роль играет обоняние. Келли, например, показал, что беременная овца, на которую баран не обращает внимания, становится привлекательной для него, если ее влагалище смазать выделениями влагалища овцы в состоянии эструса. Роль обоняния в общении у крыс и мышей начали изучать совсем недавно.

Эффект Ли — Бута. Если содержать самок мышей группами по четыре особи, то в таких группах возрастает частота спонтанных ложных беременностей. Этого не происходит, если у животных удалить обонятельные луковицы или содержать их в изоляции. Физический контакт не является необходимым. Когда число самок в группе достигает 30, эстральный цикл у них становится весьма нерегулярным и у многих самок подолгу не наступает эструс. Итак, объединение в группу вызывает у самок различные нарушения: в малых группах — ложную беременность, а в больших — анэструс.

Эффект Уиттена. Уиттен заметил, что самки при групповом содержании начинают спариваться значительно позже, чем изолированные. Этот эффект исчезает, если в группу поместить металлическую клетку с самцом. Если в помещение, в котором содержится группа из 30 самок, поместить клетку с самцом, то эстральные циклы у них становятся гораздо более регулярными.

Эффект Брюс. Если самку, которая незадолго до этого спаривалась, поместить среди самцов той же или другой линии, то беременность у нее блокируется, и через 3...4 дня у нее вновь наступает эструс. В этом случае, как показывает генетический анализ, все потомство происходит от последнего самца, который ее покроет. Как и в случае эффекта Ли — Бута, для блокирования беременности физический контакт необязателен: достаточно поместить самку в пустую клетку, в которой прежде содержался самец. Чувствительность самки к присутствию других самцов ограничивается пятью днями после спаривания; на 6-й день эффект уже не проявляется.

Оказалось, что присутствие самцов другой генетической линии более эффективно, чем самцов той же линии: в первом случае прекращение беременности наблюдается в 80% случаев, а во втором — только в 30%.

Присутствие самца, первым покрывшего самку, устраняет влияние других самцов. Если самку и покрывшего ее самца разделить, никого не подсадив к ней взамен, то возвращение того же самца не вызовет прекращения беременности. Таким образом, самка узнает этого самца.

Описанные реакции могут быть вызваны и в полной темноте, и мы видели, что достаточно поместить самку в клетку, где жил чужой самец, чтобы проявился эффект Брюс. Следовательно, слух и зрение можно исключить и главную роль приписать обонянию. При этом необходимо, чтобы в клетке находилась загаженная самцом подстилка, причем ее нужно дважды в день заменять новой, только что взятой из-под самца: только лишь в этом случае эффект будет максимальным. Таким образом, активное вещество или неустойчиво, или летуче, или и то и другое сразу.

Источник запаха у самцов не известен. Неспособные к оплодотворению и полностью лишенные половой активности самцы своим присутствием так же эффективно блокируют беременность, как и половозрелые самцы. Удаление препуциальных желез и кастрация до наступления половой зрелости ничего в этом отношении не меняют. Присутствие самцов, лишенных обоняния и не ощущающих запаха самок, вызывает тот же эффект.

«ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СОЦИОМЕТРИЯ»

Выделение стероидов и социальные факторы. Мэсон еще в 1959 году показал, что выделение стероидов с мочой у обезьян зависит от присутствия поблизости людей. В выходные дни, когда в лаборатории бывает мало народу, уровень стероидов в моче падает на 30%. Уровень кетостероидов в моче вообще изменяется при различных стрессовых ситуациях, например при выработке у животных реакции избегания. То же самое можно сказать и о катехоламинах: при выработке реакции избегания уровень стероидов и норадреналина в плазме повышается, тогда как содержание адреналина остается на прежнем уровне. Перед началом же сеансов, которых животные могут ожидать, содержание адреналина возрастает.

Аналогичные явления можно наблюдать и у людей. Мэсон в 1959 году отметил, что у членов небольших групп людей, привыкших жить вместе, уровень выведения 17-кетостероидов с мочой примерно одинаков, но *отличается от среднего уровня в других группах*. Эти результаты получены при наблюдениях над экипажами бомбардировщиков. В то же время при обследованиях студентов, живших небольшими группами, обнаружено, что у членов некоторых групп, состоявших из представителей обоих полов, уровень стероидов был непостоянным; в группах же, состоявших из одних только девушек, он был стабильным. По данным Фишмана, у девушек в смешанных группах содержание стероидов в моче было выше, чем в группах, состоявших из одних девушек.

Клиническая практика показывает, что содержание стероидов в моче коррелирует с механизмами психологической защиты, с действиями, вызывающими напряженность, или же, в общем виде, со всеми формами активности и ситуациями, вызывающими беспокойство. Например, содержание стероидов в моче родителей, дети которых болеют белокровием, зависит от состояния здоровья их ребенка.

Иерархия, ритм сердца и кожно-гальваническая реакция. Шапиро и Лидерман изучали одновременно два физиологических показателя: КГР (кожно-гальваническая реакция) и частоту пульса. С точки зрения многих авторов, КГР отражает *интенсивность* переживания, но не его *модальность* (например, по КГР нельзя определить, испытывает человек печаль или радость); кроме того, кожно-гальваническая реакция связана со степенью внимания и активности. Напротив, частота сокращений сердца, по крайней мере при умеренном стрессе, гораздо больше зависит от внутренней физиологической регуляции, чем от мотивации. Шапиро и Лидерман изучали реакцию при изменении «лидерства» в группе из трех человек, которым предлагали угадать масть карты в руках экспериментатора, находившегося за ширмой. На самом деле не было никаких карт, а просто экспериментатор по своему усмотрению говорил, правилен ответ или неправилен. Участники опыта должны были договориться между собой об ответе; при этом либо кто-то один из них («лидер») должен был первым предлагать свое решение и заставлять товарищей соглашаться (можно сделать так, чтобы он все время угадывал, что служит в данном случае подкреплением), либо начинать должны были два испытуемых из трех («двойное лидерство»), либо, наконец, высказывать свои предположения мог каждый из трех по отдельности. Оказалось, что наиболее сильное отклонение КГР отмечается при «двойном лидерстве», особенно когда оно подкреплялось; в противном случае отклонений КГР не наблюдалось. При «единоличном лидерстве» всегда отмечалось сильное отклонение КГР независимо от того, подкреплялось оно или нет. Изменения ритма сердца были менее

выражены, причем при отсутствии подкрепления отмечалось легкое замедление ритма; вероятно, частота сокращений сердца мало зависит от положения, занимаемого индивидуумом в группе. Было также обнаружено, что КГР третьего (не получавшего подкрепления) лица в группе заметно снижается, хотя внешне в его поведении ничего не меняется. Шапиро и Лидерман говорят в этом случае о разладе между активацией и поведением, тогда как у лидеров оба эти фактора согласованы между собой. Кроме того, такого рода «социальная изоляция» в группе вызывает более заметное снижение КГР, чем физическая изоляция. Наконец, в случае подкрепляемого единоличного лидерства наблюдается постепенное нарастание КГР, чего не бывает при двойном лидерстве. Активизация, вызванная лидерством, длительна, и уровень КГР остается высоким также в период между опытами и даже при неполном подкреплении.

Если проблеме психофизиологических изменений у отдельных членов группы посвящено множество работ, то исследования, проведенные одновременно на нескольких членах группы, весьма немногочисленны. Все же Кольман с коллегами показали на материале 44 бесед с больными, что ритм сердца при беспокойстве ускорялся, в период депрессии замедлялся, а когда больной возражал врачу, носил промежуточный характер; соответствующие изменения ритма сердца отмечались и у врача. Впрочем, если при разногласиях сердце врача бьется ускоренно, то у больного, напротив, замедленно. Однако наблюдаются и отклонения от этого правила, особенно когда у врача есть собственные заботы. Таким образом, физиологическая ковариация, или корреляция физиологических изменений у нескольких индивидуумов, служит признаком общей урегулированности со средой в эмоциональном отношении. Каплан, Барч и Блум составили несколько групп из молодых людей, симпатизировавших или не симпатизировавших друг другу (это было установлено во время предварительных социометрических исследований). Члены групп должны были обсуждать какой-нибудь спорный вопрос, а в это время анализировались изменения их КГР в зависимости от того, отвечали они только экспериментатору или же спорили друг с другом. Оказалось, что в КГР членов группы отмечается корреляция, причем это справедливо не только для групп хорошо относящихся друг к другу людей, но и, как это ни парадоксально, также для групп, состоящих из не симпатизирующих друг другу людей, причем в последнем случае степень корреляции была даже выше. Авторы предполагают, что в таких «отрицательных» группах каждый видит в другом члене группы угрозу, что заставляет всех быть начеку.

Эффект сплоченности группы. Бэк и Богданов обратили внимание на то, что содержание в крови свободных жирных кислот

изменяется при любых ситуациях, связанных с реакцией нервной системы, и эти изменения легко проследить. Жирные кислоты, о которых идет речь, имеют длинную цепь (от 10 до 20 атомов углерода) и, несомненно, ведут свое происхождение от триглицеридов жировой ткани. Липолиз стимулируется гормоном роста, АКТГ, экстрактом щитовидной железы, кортикостероидами, адреналином и норадреналином. В частности, оказалось, что при обсуждении событий, имеющих отношение к данному человеку, изменения в выражении его лица, отражающие гнев, печаль, тревогу и т. д., сопровождаются значительным повышением уровня жирных кислот в крови. Кроме того, жирные кислоты, вероятно, могут служить хорошим показателем напряжения, особенно в ситуации группы. Бэк и Богданов провели в 1965 году исследование «сплоченности» в различных группах студентов, которым предлагали решить простую задачу. Затем объявляли результат: всем сообщали, что группа в целом особенно хорошо или особенно плохо справилась с задачей, а каждому члену группы отдельно сообщали, как он решил задачу — лучше или хуже, чем вся группа в среднем. Когда результат не объявляли, сплоченность была минимальной. Содержание липидов в крови особенно сильно возрастало при сплоченности группы и при высокой оценке способностей, т. е. когда объявлялось, что вся группа и данный ее член особенно хорошо решили задачу. Но содержание жирных кислот было высоким при отсутствии сплоченности (вся группа плохо справилась с задачей) и при отсутствии способностей (у того или иного члена группы, у которого оказался наихудший результат в группе). Поскольку эти группы были созданы искусственно, авторы решили собрать более «естественные» группы; для этого они каждого из испытуемых попросили привести четверых своих знакомых или приятелей. Оказалось, что в группах, состоящих из незнакомых людей, содержание липидов в крови возрастало у лидера группы; в «естественных» же группах, состоящих из знакомых, у лидера (или же у того, кто набирал группу) содержание липидов возрастало в меньшей степени, однако, если его авторитет так или иначе оспаривался, это увеличение становилось очень заметным.

Мы видим, таким образом, как изменялось содержание понятия эффекта группы за последние годы. Еще неясно, каково может быть его приложение, но, несомненно, это явление имеет фундаментальное значение. Неизвестный до самого недавнего времени механизм внутренней регуляции динамики популяций, в котором участвуют надпочечники и гипофиз, отводит отбору совершенно иное место, чем это представлялось до сих пор. Я не говорю уже о последних теориях Винн-Эдвардса, который обнаружил совершенно своеобразное явление: оказалось, что многие животные, в особенности птицы, имеют тенденцию собираться вместе на

определенных участках всегда в одно и то же время года, но не в период размножения. По образному выражению Винн-Эдвардса, на этих сборищах определяется тот процент взрослых особей, которые «имеют право» размножаться. Конечно, такая регуляция, если она действительно имеет место, осуществляется нейро-гуморальным путем. Если бы эти предположения подтвердились, то это привело бы к коренному пересмотру многих наших концепций. Что, наконец, можно сказать о таком удивительном явлении, как «согласие в группе», от которого зависит выведение стероидов из организма у человека? Быть может, эти исследования представляют собой первые шаги истинно научной экспериментальной социологии? Не этими ли окольными путями мы придем к более глубокому пониманию наименее в некоторых отношениях изученного животного — человека?

ГЛАВА III

ОНТОГЕНЕЗ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СОДЕРЖАНИЯ В РАННЕМ ДЕТСТВЕ

ПРЕНАТАЛЬНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Отражаются ли на потомках воздействия, которым подвергалась мать во время беременности? Томпсон (1957) обучал самок крыс до беременности избегать ударов электрического тока, для чего они должны были нажать на рычаг при звуке колокольчика; этот рычаг открывал дверцу, ведущую в отделение, где они могли не опасаться ударов тока. Во время беременности этих крыс заставляли слушать звон колокольчика, и хотя током их не ударяли, но не было и рычага, позволявшего им проникать в безопасное отделение. Томпсон считает, что в таких условиях у крыс развивалось состояние беспокойства. Для того чтобы избежать влияния повышенной возбудимости матери, крысят отдавали выкармливать нормальным самкам, не подвергавшимся никаким экспериментальным воздействиям. Оказалось, что потомки тех крыс, у которых во время беременности вызывали состояние беспокойства, были более пугливыми и возбудимыми. Результаты Томпсона были подтверждены Дойлом и Йулом в 1959 году. Еще раньше Зонтаг (1941), опираясь на клинические данные, высказывал предположение, что эмоциональное состояние матери во время беременности оказывает влияние на плод; как известно, это мнение широко распространено с давних времен.

ВОЗДЕЙСТВИЯ В ПЕРИОД ВЫКАРМЛИВАНИЯ

«Усыновление» животным другого вида. Приемыши воспринимают привычки своей приемной матери; например, ягнята, выкормленные козами, брыкаются задними ногами, как козы; по отношению к своим сородичам они впоследствии испытывают страх. Крайне интересно, что, по данным Бловеля, Ричмонда и Мура (1959), «усыновленные» козлята и ягнята растут быстрее и обычно физически крепче, чем те, что воспитаны собственной матерью.

Искусственное выкармливание. Длительная изоляция детеныша при искусственном выкармливании из рожка, как и «усыновление»

другим видом, сильно влияет на эмоциональность и способность к обучению. Лидделл отметил (1956), что выкормленные из рожка козлята более «сонливы» и обучаются с большим трудом, чем нормальные. Различия эти сохраняются даже после года жизни в стаде. Однако Мур (1962) и Хершер (1962) наблюдали противоположный эффект: детеныши, выкормленные из рожка или приемными матерями другого вида, быстрее обучаются и реагируют на более широкий диапазон раздражителей, чем контрольные.

Известно, что нормальных козлят и ягнят легко «загипнотизировать», т. е. вызвать у них достаточно продолжительную неподвижность; животные же, выкормленные искусственно или матерями другого вида, гораздо активнее и «загипнотизировать» их не удается (данные Мура и Эмсти).

Как отметил Скотт (1965), в поведении овцы, выкормленной из рожка, даже через год после того, как ее поместили в стадо, были заметны отклонения от нормы: она не позволяла ягнятам сосать себя, хотя и не отгоняла их ударами головы, как это нередко делают овцы; своими детенышами она интересовалась очень мало и оставалась равнодушной, когда их у нее отбирали. Искусственно выкормленного барана сородичи с трудом приняли в стадо, а сам он в период размножения был менее агрессивен, чем нормальные бараны.

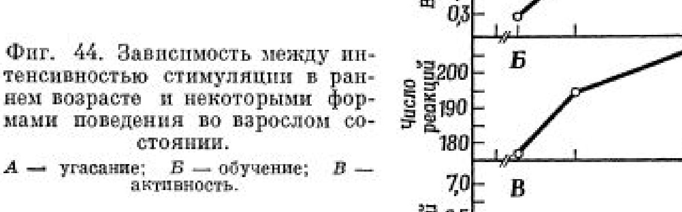
Число детенышей в помете. Зейтц изучал влияние численности помета на поведение крыс; сравнивая пометы из 6 и 12 крысят, он обнаружил, что в первом случае самки проявляют больше материнской заботы. У крысят из больших пометов реакция скучивания (когда они стремятся собраться вместе) проявляется позднее, зато она выражена отчетливее, чем у крысят из малых пометов; такие крысята меньше весят и впоследствии чаще спариваются.

Зрительная депривация в раннем возрасте. Исследуя этот вопрос, Вольф брал двенадцатидневных крысят и на две недели полностью лишал их зрительных или слуховых раздражителей. Впоследствии крысы, подвергнутые в детстве зрительной депривации, лучше реагировали на звуковые сигналы, а подвергнутые слуховой депривации — на зрительные.

Результаты подобных опытов обычно весьма разноречивы и с трудом поддаются интерпретации. Все же можно, по-видимому, утверждать, что у животных после зрительной депривации зрение бывает хуже, чем у нормальных животных того же возраста и даже чем у новорожденных. Кроме того, существует критический период (у резусов он длится с третьей по шестую неделю жизни), во время которого сенсорная депривация вызывает, по-видимому, глубокие изменения зрительного восприятия: животные не в состоянии воспринимать сложные или крупные объекты даже после нескольких месяцев тренировки. Во время второго критического периода,

длящегося до конца второго месяца жизни, происходит *согласование поведения с зрительным восприятием.*

Сенсорная депривация вызывает и определенные физиологические нарушения. У котят, лишенных на два месяца возможности видеть одним глазом, клетки зрительной коры, связанные с этим глазом, в дальнейшем не реагируют на зрительные раздражители; к тому же у котят развивается нистагм, сопровождающийся нарушением бинокулярного зрения. Сенсорная депривация, как



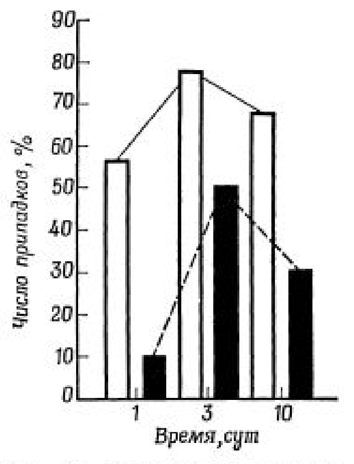
Фиг. 44. Зависимость между интенсивностью стимуляции в раннем возрасте и некоторыми формами поведения во взрослом состоянии.

А — угасание; *Б* — обучение; *В* — активность.

и изоляция, значительно изменяет поведение животных. Так, у хищных развивается чрезвычайная нервозность, склонность к стереотипным движениям, беспорядочная ориентировочная активность и т. д. Напротив, приматы, как сообщает Мельзак, впадают в глубокую апатию. Оба типа нарушений, вызванных сенсорной депривацией, затрудняют выполнение некоторых поведенческих актов. Макаки-резусы, лишенные на некоторое время зрения, впоследствии предпочитают ориентироваться при помощи осязания и обоняния. Некоторые из них при ходьбе обшаривают руками пространство перед собой, стараясь нащупать возможные препятствия. Наконец, такие животные предпочитают простые зрительные раздражители сложным.

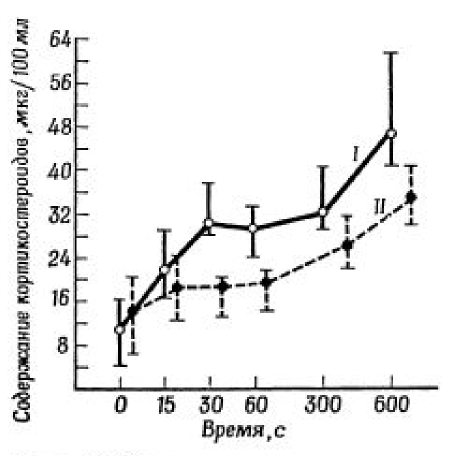
Сенсорная стимуляция в раннем возрасте. До сих пор мы говорили о временной сенсорной депривации. Что же произойдет в том случае, если, напротив, в раннем возрасте на короткое время усилить сенсорный приток? Этого можно, в частности, добиться простым приручением: детенышей берут на руки, гладят, на несколько минут кладут в коробку, а затем возвращают матери; детенышей можно также раздражать слабым электрическом током.

Впоследствии у них отмечаются глубокие изменения в поведении; особенно это сказалось на способности к обучению. Левин сообщает, что крысята, которых приручали в течение первых трех недель жизни, обучаются лучше контрольных. Если же приручать 50...70-дневных крысят, то в дальнейшем это никак не скажется на их поведении. Эти результаты подтверждают и другие авторы. Что касается эмоциональности, оцениваемой по дефекации на освещенной площадке, то крысы и мыши, которых приручали



Фиг. 45. Зависимость судорожных реакций, вызываемых электрическим раздражением у крыс, от стимуляции в раннем возрасте.

Белые столбики — стимуляция, черные — стимуляция отсутствовала.



Фиг. 46. Содержание кортикостероидов в крови подвергавшихся (*I*) и не подвергавшихся (*II*) стимуляции крыс после раздражения электрическим током.

в первые дни жизни, менее эмоциональны, чем контрольные. Это позволило предположить, что прирученные животные лучше обучаются из-за пониженной возбудимости, которая тем меньше, чем продолжительнее приручение. Так, у крыс, приручавшихся в течение 20 дней, частота дефекации на освещенной площадке была ниже, чем у тех, которых приручали 10 дней, а у последних ниже, чем у контрольных.

Выработка у ягнят и козлят условнорефлекторной реакции в очень раннем возрасте (раздражение ноги электрическим током, следующее за световым или звуковым сигналом) может вызвать *экспериментальный невроз*, при котором животное в ответ на сигнальный раздражитель брыкается, тяжело дышит, блеет, испражняется или мочится. Любопытно, что у взрослого двухлетнего животного невроз в этом случае не развивается, если обучение в детстве проводилось *в присутствии матери* (Лиддел, 1954).

Влияние приручения в раннем возрасте оказывается очень глубоким; оно, в частности, приводит *к изменению биохимии мозга и надпочечников*. Левин вместе со своими сотрудниками (1957) показали, что в мозге прирученных животных содержится больше холестерина; по данным Тиссена, надпочечники таких животных крупнее и содержание аскорбиновой кислоты в них меньше. Приручение сказывается также на *смертности*: у мышей смертность возрастает, а у крыс снижается. Дененберг и Карас полагают, что поскольку мыши развиваются быстрее крыс, то и последствия приручения сказываются на них сильнее. Однако эта точка зрения не согласуется с другими данными, например с тем фактом, что приручение влияет на возбудимость крыс и мышей одинаково. Левин и Олпарт показали, что у приручавшихся крыс содержание холестерина в крови выше.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ВОСПИТАНИЯ ПОСЛЕ ПРЕКРАЩЕНИЯ ВСКАРМЛИВАНИЯ

Все сказанное относилось к различным воздействиям до прекращения вскармливания. Как же отражаются на поведении условия содержания после прекращения вскармливания?

Принято говорить о трех типах среды: обедненной, нормальной и обогащенной. Значение этих терминов различается у разных авторов. Обычно, когда сенсорные воздействия и (или) контакты с особями своего вида ограничены, говорят об *обедненной* среде. *Нормальной* называют среду, соответствующую обычным условиям лабораторного содержания, которые, впрочем, далеко не всегда бывают одинаковы. Что же касается *обогащенной* среды, то на этот счет разные авторы сходятся во мнении: здесь всегда имеют в виду достаточно просторный вольер, в котором имеются различные предметы, игрушки, туннели, наклонные плоскости и т. д.

Крысы, содержавшиеся после прекращения выкармливания в обогащенной среде, впоследствии лучше обучались в лабиринте Хебба — Уильямса (1946) и в других устройствах (Бингхэм и Форгюс, 1955). Купер и Цубек (1958) сравнивали, как ведут себя в лабиринте крысы из «сообразительной» и «несообразительной» линий. Оказалось, что если «несообразительных» крыс после прекращения вскармливания воспитывали в обогащенной среде, то они обучались в лабиринте так же успешно, как и воспитанные в той же среде «сообразительные» крысы. В то же время если этих последних содержали в обедненной среде, то они обучались не лучше, чем «неспособные» крысы. Это заставляет предположить, что подобный отбор эффективен только при воспитании в определенной среде.

Сенсорная стимуляция. Избыток сенсорной стимуляции оказывает влияние также на *восприятие*. Форгюс (1955) помещал в клетки с крысами изображения различных фигур: четырехугольников, кругов, крестов и треугольников. Через некоторое время он обучал этих животных избегать одну из фигур, тогда как другая служила сигналом поощрения. Оказалось, что у крыс, выращенных в «обогащенной» среде, результаты были лучше, чем у контрольных. Сходные данные получили Мейер и Мак-Ги (1959), а Ризен убедительно показал, что у выращенных в темноте шимпанзе зрительное восприятие впоследствии развивается медленно. Если собак содержать в раннем возрасте в тесной клетке, ограничивающей их активность, то после освобождения они гораздо медленнее, чем нормальные животные, обучаются избегать болевых раздражителей. Создавалось даже впечатление, что такие собаки не боятся предмета, причиняющего боль (например, спички, которой им прижигали нос); они даже дольше оставались около экспериментатора после болевого раздражения, чем до него. Ограничение двигательной активности в раннем возрасте приводит и к отставанию в выработке двигательных навыков. Ниссен и сотр. (1951) обнаружили такое отставание у шимпанзе, руки которых в детстве были заключены в картонные ящики.

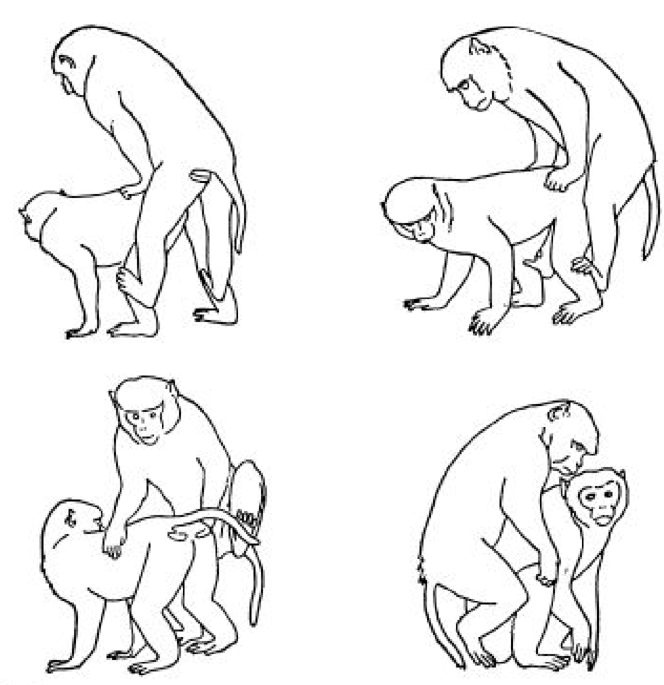
Наконец, у крыс, выращенных в «обедненной» среде, резко возрастает *исследовательская активность*, когда их помещают в нормальные условия.

Влияние изоляции на групповое и половое поведение. По-видимому, сильнее всего сказываются условия выращивания после прекращения вскармливания на *групповом поведении*. Для изучения этого влияния часто ставят эксперимент с *полной изоляцией* животного. Отсутствие социальных раздражителей на ранней стадии онтогенеза не оказывает заметного влияния на поведение цыплят (Барон и Киш, 1960), но поразительным образом влияет на половое поведение индюков. По наблюдениям Шейна (1960), у самцов, выращенных в изоляции, половая реакция направлена не на индеек, а на человека. По сведениям Бича (1942), самцы крыс, содержавшиеся в изоляции сразу же после прекращения вскармливания, *спариваются легче*, чем самцы, выращенные в группе; на половое поведение самок изоляция не оказывает влияния (Стоун, 1926).

Каган и Бич изучали влияние различных условий содержания неполовозрелых самцов крыс на их дальнейшее поведение (помещение в пустую клетку, подсаживание на 8 дней к самке в эструсе или к самцу, полная изоляция и т. д.). Оказалось, что у крыс, содержавшихся в изоляции, весь комплекс поведенческих реакций, сопровождающих половой акт, до эйякуляции включительно, проявляется в два раза чаще, чем у особей, содержавшихся в других условиях. Следовательно, групповые контакты животных до того, как они приобрели половой опыт, способствуют, вероятно, некоторому снижению их половой активности в дальнейшем.

По наблюдениям Зимбардо (1958), напротив, половое поведение у крыс, выращенных в изоляции, проявляется слабее, чем у крыс, выращенных в группе. Ниссен показал (1954), что половое поведение шимпанзе, воспитанного в изоляции, никогда не бывает нормальным.

Весьма тщательно изучалось в этом отношении поведение морской свинки. Изоляция вызывает заметные нарушения в поведении самцов. Валенштейн и Гой (1957) помещали молодых самцов



Фиг. 47. Половое поведение нормальных и выращенных в изоляции самцов макак-резусов.

Вверху — типичное положение при спаривании. Внизу — неправильное положение; самец, выращенный в изоляции, испытывает при спаривании явные затруднения.

морских свинок вместе с кастрированными самками, что приводило к нарушению у них половой активности. Дело в том, что интактные самки в отличие от кастрированных сами делают садки на пассивных самцов, а это совершенно очевидно стимулирует самцов к спариванию. Контакт с другими особями с очень раннего возраста вполне достаточен для проявления впоследствии нормального полового поведения. Валенштейн и Гой исследовали также, как влияют на половое поведение молодого самца после изоляции контакты с взрослым, опытным животным; оказалось, что это

влияние весьма значительно, даже если оно имеет место довольно поздно (после года изоляции). Таким образом, у морских свинок, по-видимому, не существует критического периода, во время которого происходит становление полового поведения. Валенштейн и Янг (1955) кастрировали изолированных, а также содержавшихся в группе самцов и затем после полного исчезновения у них полового поведения вводили им одинаковые дозы андрогенов. Половое поведение восстанавливалось, не превосходя, однако, прежнего уровня; отсюда можно сделать вывод, что при изоляции происходят изменения реактивности тканей. Результаты этих опытов дали Янгу основание усомниться в справедливости гипотезы, согласно которой половое поведение крыс и морских свинок имеет не приобретенный, а врожденный характер. В действительности для развития полового поведения достаточно контактов с сородичами в самом раннем возрасте, но в таком случае приходится уже говорить о приобретенном поведении. Как показали Гой и Янг (1957), в изоляции продолжительность течки у самок морской свинки уменьшается.

Изоляция не вызывает изменения полового поведения у самцов мышей (Кинг, 1956). Павловский показал, что молодая сука, содержавшаяся в изоляции с самого раннего возраста, при появлении кобеля начинает просто играть с ним; но кобелю, обладающему половым опытом, все же удается спариться с ней.

Животные, которых изолировали сразу же после прекращения вскармливания, не имеют возможности *играть* со своими братьями и сестрами; между тем эти игры иногда носят сексуальную окраску и, кроме того, позволяют молодым животным привыкнуть к телу себе подобных.

Изоляция нарушает также *родительское поведение*. Как показал Скотт (1945), овца после изоляции была безразлична к стаду, хотя и спаривалась с самцами. О своих детенышах она заботилась гораздо меньше, чем нормальные овцы.

Изоляция и групповое поведение (*высшие обезьяны*). Полная изоляция вызывает у обезьян, по-видимому, серьезные нарушения поведения. При этом тормозится игровая активность и свойственное обезьянам стремление исследовать предметы губами. Если изолированных особей затем поместить вместе, то можно наблюдать, как они беспорядочно нападают друг на друга в несвойственной обезьянам манере. Молодые обезьяны, которые контактировали только со своими матерями, тоже очень агрессивны. Вызвано это, вероятно, тем, что матери отгоняют от себя подросших детенышей и потому вид любой обезьяны ассоциируется у них с болезненными ударами.

Харлоу изучал поведение двух резусов, которые были изолированы с самого рождения до двухлетнего возраста. У них наблюдалась выраженная кататония, полная неспособность нормально

реагировать на присутствие сверстников, которые их били и кусали. Эти нарушения оказались полностью или частично необратимыми. Наиболее серьезно изоляция отразилась на половом поведении.

Лишение пищи в детском возрасте. Несомненно, это сильнейшее воздействие и применять его можно сразу же после прекращения вскармливания. Первым использовал эту методику для изучения влияния голодания на реакцию запасания корма Хант (1941). Обезьян начиная с 24-го дня жизни, т. е. непосредственно после прекращения вскармливания, содержали на голодной диете. Когда эти обезьяны выросли, то при нормальном распределении пищи они собирали столько же пищевых шариков, сколько и контрольные животные. Но как только их лишали корма, они начинали собирать гораздо больше шариков, чем контрольные. Отсюда можно сделать вывод, что у таких животных голод является значительно более сильной мотивацией, чем у нормальных; как показали опыты, это отражается на способности к обучению, если в качестве подкрепления выбрать пищу.

При воздействии голодом затрагивается также общественное поведение. Животные после голодовки гораздо чаще дерутся за пищу, чем контрольные. Однако здесь имеется четкий критический период: если лишать детенышей пищи после 32-го, а не после 24-го дня жизни, то в дальнейшем это не скажется на их поведении.

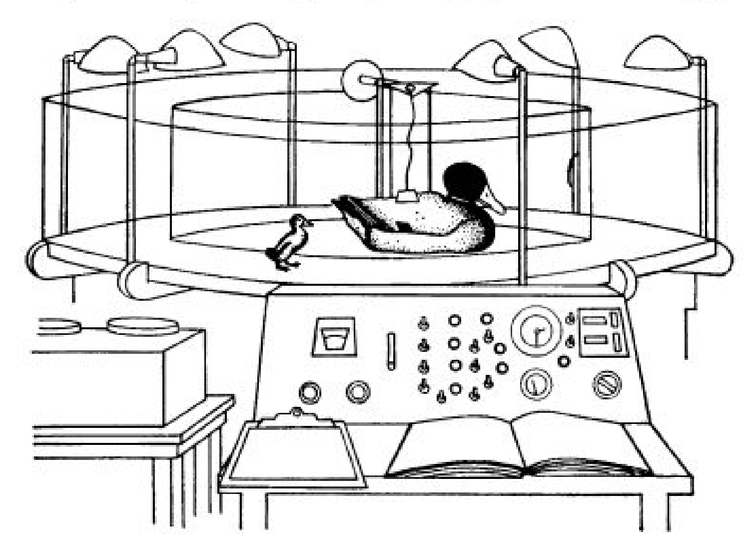
Влияние изоляции на иерархию и агрессивность. Кларк (1959) отметил, что собаки, которых около семи месяцев содержали в темной и тесной клетке и которые видели человека только при раздаче корма, впоследствии долго сохраняли подчиненное положение и не проявляли интереса к другим собакам. Как сообщают Мельзак и Томпсон (1956), эти собаки, если их на некоторое время лишить пищи, перестают зарывать кости и делятся кормом даже со щенками. Все собаки, и контрольные и подопытные, при хорошем обращении относятся к человеку дружелюбно. Но нормальная собака, если на нее замахнуться, убежит, а собака, воспитанная в изоляции, никак не реагирует на угрозу.

По данным Гула (1958), при групповом содержании иерархия у молодых петухов устанавливается не раньше чем они достигнут шестинедельного возраста. Если же их выращивать в изоляции и объединить на 30-й день жизни, то иерархия установится сразу же. Мыши из одного помета, став взрослыми, еще долго живут мирно, но на чужаков нападают уже в первые дни жизни. В то же время самцы, воспитанные в изоляции, нападают на чужаков не ранее чем на 10-й день жизни; если же они не встречают чужаков, пока не вырастут, то впоследствии вообще не будут на них нападать. Таким образом, существует критический период развития агрессивности. Самцы, содержавшиеся в полной изоляции,

долго обнюхивают чужака, но не нападают на него. По сведениям Фаллера (1962), изоляция молодых жесткошерстных фокстерьеров (эта порода, как известно, отличается драчливостью) полностью подавляет у них агрессивность.

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ

Это замечательное явление происходит в самом раннем возрасте. Обнаружено оно было Хейнротом, который наблюдал за поведением инкубаторных гусят. Он подсадил недавно вылупившихся гусят к взрослой гусыне, ожидая, что они последуют за



Фиг. 48. Установка, позволяющая изучать запечатление у утят. Чучело взрослой утки вращается по кругу, издавая призывный крик (гок, гок, гок...).

ней. Как же велико было его изумление, когда гусята пошли не за гусыней, а за ним, Хейнротом, не отставая от него ни на шаг! Позднее аналогичные наблюдения были сделаны Лоренцем и многими другими исследователями. В первые минуты жизни молодого животного в его памяти неизгладимо «запечатлевается» образ первого попавшегося на глаза движущегося предмета, и за этим предметом отныне оно будет повсюду следовать. Не важно, человек это или гусыня, главное, чтобы объект *двигался* (фиг. 48). Лоренц и Тинберген, например, наблюдали за поведением инкубаторного гусенка (*Chaenolopex aegyptiaca*). Экспериментаторы выпустили гусенка в пустой комнате, а сами остались стоять неподвижно в противоположных углах; гусенок вышел на середи-

ну и остановился, жалобно пища, но как только они начали перемещать произвольно выбранный предмет — подушку, гусенок тотчас же пошел за ней; как только подушка остановилась, он отошел от нее.

Фабрициус подтвердил важную роль движения. Любой самый неожиданный движущийся предмет привлекает гусенка сильнее, чем неподвижное чучело гусыни, которое его вовсе не интересует. В парадоксальном явлении фиксации образа человека можно выделить врожденный элемент: гусята следуют за запечатленным объектом на таком расстоянии, чтобы видеть его под определенным углом, и соответственно от человека они держатся на большем расстоянии, чем от гусыни. Когда Лоренц входил в воду, его гусята спешили за ним и, по мере того как он погружался, подплывали все ближе и ближе; когда он заходил в воду по плечи, так что из воды была видна только голова, гусята пытались на нее взобраться.

Такого рода фиксация сохраняется очень долго, иногда всю жизнь. В этом случае поведение птицы резко нарушается; она не признает больше птиц своего вида. Половым партнером она считает человека, ухаживает за ним, приносит ему корм и т. д. Такое аномальное поведение, вероятно, распространено довольно широко, и не исключено, что его изучение поможет объяснить некоторые психические нарушения у человека.

ЧТО МОЖЕТ БЫТЬ ЗАПЕЧАТЛЕНО?

Лоренц считает, что запечатлен может быть почти любой предмет, как бы ни отличался он от самого животного. Лоренц приводит в качестве примера случай, когда попугайчик запечатлел целлулоидный шарик для пинг-понга. Попугайчик воспринимал его как полового партнера и ласкал шарик, как будто это была голова самки. У других птиц диапазон возможностей запечатления не столь широк. Так, воронята не будут добровольно следовать за человеком, поскольку у него отсутствуют некоторые специфические черты, свойственные взрослым воронам,— способность летать и черная окраска; возможно, здесь важна и иная форма тела. Фабрициус, работавший с различными видами уток, обнаружил, что в первые часы жизни ни характер движения, ни размеры, ни форма предмета не являются определяющими. Более того, это же можно сказать и о кряканье, которому Лоренц придавал особое значение; тот же результат дают самые разнообразные короткие звуки, следующие один за другим. В первые часы жизни утята реагируют на самые грубые и простые раздражители, но в последующие часы реакция в значительной мере специализируется и утенок фиксирует характерные признаки повстречавшегося первым предмета. Чувствительный период ограничивается

какими-нибудь *несколькими часами*, и если этого не учитывать, то можно получить противоречивые результаты. Так, в более поздний период кряканье матери живо привлекает утят, и это имеет большое значение при узнавании особей своего вида. Вообще звуковые раздражители играют весьма значительную роль, и не исключено, что распознавание утятами человека основано скорее на слуховых раздражителях, чем на зрительных.

У птиц часто можно наблюдать случаи объединения представителей совершенно разных видов, иногда сильно различающихся внешне и по поведению, причем общение этих птиц друг с другом в первые часы жизни полностью исключено, а это Хейнрот и Лоренц считают очень важным у гусей. Английский орнитолог Фиттер описывает два подобных случая: он сообщает о сером попугае (*Psittacus erithacus*) и белом какаду, которые объединились с воронами. Серый попугай прилетал к воронам, жившим близ госпиталя Льюишема, и встречал у них весьма радушный прием. Какаду всегда летал в сопровождении эскорта из трех ворон. Совершенно неизвестно, чем вызваны эти странные явления.

Множественное запечатление. Особый случай представляют лысухи (*Fulica latra*) и камышницы (*Gallinula chloropus*), у которых, по сообщению Хайнда, Торпа и Винса, в возрасте от 3 до 60 дней могут запечатлеться несколько совершенно различных предметов. У этих видов, по словам Торпа, не доказано существование чувствительного периода, во время которого происходит запечатление реакции следования за каким-нибудь предметом. Однако если птенцы в первые дни жизни не находят предмета, за которым можно было бы следовать, то они дичают и убегают, когда им показывают модель.

Запечатление деталей предмета. Довольно часто у животного запечатлеваются те или иные детали предмета, что приводит к возникновению аномального поведения; анализ этих случаев позволяет понять некоторые внутренние механизмы процесса запечатления. Общеизвестны наблюдения Ребера над индюком, выкормленным человеком и до годовалого возраста ни разу не видевшим птиц своего вида. В качестве полового партнера индюк выбрал служителя, который его воспитал, и начал за ним «ухаживать»; напротив, при виде женщины индюк или убегал, или нападал на нее. Ребер довольно скоро обратил внимание на то, что такое поведение вызывали не только женщины, но и мужчины или даже манекены, если на них была развевающаяся одежда. Известно, что, принимая позу нападения, индюки расправляют крылья и волочат их по земле; распознавание этой позы у них врожденное, и, возможно, все, что развевается или волочится по земле, воспринимается ими как угроза. Таким образом, в этом случае наблюдается интересное переплетение врожденной реакции и запечатления совершенно необычного для этой птицы объекта.

Один из случаев запечатления. Если овца, еще продолжающая кормить ягненка, отделившись от стада, случайно погибнет, то ягненок не бросит ее, а останется неподалеку от ее тела возле какого-нибудь ближайшего валуна или дерева. Он отказывается покинуть это место, а если его увести, возвращается назад до тех пор, пока труп не разложится полностью. Даже после этого он, хотя и реже, но все же будет приходить туда. Он откажется присоединиться к стаду и впоследствии не будет спариваться. Такие случаи хорошо известны овцеводам Новой Зеландии, которые предпочитают заколоть такого «привязанного к месту» ягненка.

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ И ПОСЛЕДУЮЩЕЕ ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Многих авторов занимает вопрос предпочтения при спаривании у птиц, когда самец выбирает определенную самку и наоборот. Вероятно, такое поведение определяется двумя факторами: запечатлением и иерархией. Не исключено, что у птенца запечатлевается вид вполне определенного сородича и это предпочтение сохраняется вплоть до наступления брачного сезона. Примером могут служить галки (Лоренц). Однако Гуитон показал в 1961 году, что у молодых петушков запечатление устойчиво только в том случае, если их постоянно содержать вместе с объектом «запечатления»; в противном случае он обратит свои симпатии на сородичей. Петушки, у которых запечатлелся человек, и через три с половиной месяца продолжают ухаживать за ним. Однако если их изолировать на сутки и от кур, и от человека, а затем предоставить им возможность выбора, то они выберут кур (Гуитон и Вуд-Гаш, 1962). У индюков, по сообщению Шейна (1963), такой период изоляции недостаточен, чтобы изменить у них предпочтение, оказываемое человеку, на которого у них произошло запечатление.

В других опытах кур заставляли выращивать утят, а уток — цыплят. Впоследствии, когда птицам предоставляли возможность выбора, молодые утки предпочитали уток, а молодые куры не оказывали предпочтения ни уткам, ни курам. Уорнер, Лемнон и Томас (1963) поставили эксперимент, в котором голуби с черным оперением выращивали птенцов с белым оперением и наоборот. Оказалось, что выращенные таким образом самцы, достигнув половой зрелости, предпочитали спариваться с самками того же цвета, что и приемные родители; самки же никакого предпочтения самцам по цвету не оказывали.

По сведениям Уппа (1928), если петухи и оказывают предпочтение определенным курам, то куры со своей стороны для этого ничего не предпринимают. Вуд-Гаш (1954) показал, что куры чаще приседали перед теми из пяти совершенно одинаковых, на наш взгляд, петухов, которые чаще выполняли брачные демонстрации.

Таким образом, поведение кур определялось, вероятно, не запечатлением и не интенсивностью демонстраций, а, по-видимому, именно числом демонстраций.

ОБРАТИМО ЛИ ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ?

Лоренц считает, что запечатление необратимо, но, по-видимому, утверждать это категорически нельзя. Несомненно, у одних видов оно обратимо, а у других нет. Лоренц сам приводит случай с попугаями, у которых произошло запечатление его самого и доктора Хеллмана. После этого в течение двух лет птицы были полностью лишены возможности видеть человека; их кормили и содержали таким образом, чтобы они не могли видеть людей, которые этим занимались. В этих условиях запечатление человека никак не сказывалось на их поведении и они могли нормально спариваться и выращивать птенцов. Но когда через два года попугаи оказались вновь в одной комнате с Лоренцем и Хеллманом, они тут же оставили своих сородичей и принялись ухаживать за людьми. Николаи (1956) обнаружил, что снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), выращенный человеком, принимает его за полового партнера, и первые проявления половой активности у такой птицы направлены на человека. Однако если осенью или зимой молодой птице удается встретиться с представителем противоположного пола своего вида, то его специфическое отношение к человеку постепенно исчезает и уступает место нормальным отношениям с особями своего вида. Если же птицу продолжают содержать исключительно в человеческом обществе, то она окончательно выбирает себе партнером человека и ее поведение становится необратимым. Добавим к этому, что птицы, выращенные мужчинами, отдают им предпочтение перед женщинами. Все сказанное относится к поведению *самцов* снегирей; в отличие от них самки, выращенные в изоляции, очень агрессивны и нападают на человека. Следует отметить, что необратимость поведения может быть вызвана не только запечатлением в раннем детстве; известно ведь, что моногамные птицы спариваются почти всегда только со своим партнером.

У ребенка до шестинедельного возраста улыбку можно вызвать, показывая ему картонную маску, очень отдаленно напоминающую голову человека. Однако потом он будет реагировать только на лицо матери. Имеются данные, показывающие, что ребенок, у которого не сформировались в раннем возрасте адекватные социальные реакции, не сможет их выработать и впоследствии.

Открытым остается один из важнейших вопросов поведения животных: *каким образом объект, который вызывает «ювенильные» реакции на ранних стадиях жизни, значительно позднее вызывает у взрослого животного брачное поведение и спаривание?*

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ И «ОБЩИТЕЛЬНОСТЬ»

Эти два явления переплетаются. Патти (1936) выращивал кур в изоляции, а затем позволял им выбирать между курами и белыми мышами. Он с удивлением обнаружил, что куры не проявляют никакого предпочтения к своим сородичам и подходят к мышам и курам с одинаковой частотой. Напротив, куры, с самого начала жившие в группе, предпочитали своих сородичей. Стадный инстинкт, таким образом, является не врожденным, а приобретенным. Впрочем, судя по некоторым опытам Фабрициуса (1951), речь идет не столько о приобретенном тяготении животных друг к другу, сколько о привыкании к знакомому объекту. Фабрициус выращивал две группы утят, одну рядом с мячом, а другую около коричневой коробки. Впоследствии оказалось, что утята выбирали привычный предмет и, завидев его, удовлетворенно пищали. Это подтверждается различными авторами, в частности Джейнсом (1956) на курах. Скуланд (1942) на протяжении 10 дней выращивал вместе утят и цыплят. Затем, когда им была предоставлена возможность делать выбор, стремление сблизиться с особями своего вида хотя и наблюдалось, но далеко не во всех случаях. Таким образом, «общественный инстинкт» носит вовсе не обязательный или по меньшей мере неспецифический характер.

Было обнаружено, что у птенцов, содержащихся в группе, подвижные объекты запечатлеваются хуже, чем у содержащихся по одиночке. Это объясняется, по-видимому, тем, что в группе у птенцов происходит взаимное запечатление. Гуитон (1958) показал это на цыплятах. У цыплят, выращиваемых совместно, не происходит запечатления движущегося предмета в отличие от того, что наблюдается у изолированных.

СЛЕДОВАНИЕ ЗА ЗАПЕЧАТЛЕННЫМ ОБЪЕКТОМ И «ЗАКОН УСИЛИЯ»

Хесс предположил, что запечатление в очень большой степени определяется усилием, которое затрачивает животное, следуя за движущимся предметом. В его опытах утята должны были следовать за чучелом утки, которое с разной скоростью двигалось по круговой траектории. Хесс заметил, что те утята, которым приходилось следовать за моделью быстрее, потом гораздо чаще выбирали ее среди прочих объектов, чем утята, следовавшие за медленно движущейся моделью. Если же скорость постоянна, то расстояние, которое пробегают утята, следуя за чучелом, не имеет значения; иначе говоря, время экспозиции чучела в счет не идет. Таким образом, в данном случае степень запечатления определяется усилием, которое затрачивает животное. Такая же закономерность наблюдалась в том случае, если животное вынуждено было пролезать сквозь узкие воротца, расставленные на его пути.

Однако, когда Баер и Грей демонстрировали цыплятам через прозрачную перегородку обездвиженную морскую свинку, у них произошло запечатление, хотя они и не затрачивали никаких усилий на следование за ней. Мольтц, Розенблюм и Стеттнер показывали двум группам утят движущийся предмет, причем утята из одной группы могли следовать за ним, а из другой — нет. Тем не менее разницы в запечатлении обнаружено не было.

ПРИВЯЗАННОСТЬ К НЕПОДВИЖНЫМ ОБЪЕКТАМ

Является ли такого рода привязанность, несколько примеров которой мы приводили, настоящим запечатлением? Джеймс (1961) считает, что нет, поскольку критические периоды для этих двух явлений не совпадают. Действительно, способность привязываться к неподвижному предмету растет вплоть до 5-го дня жизни, когда она достигает максимума. Стремление же следовать за движущимися предметами развивается гораздо раньше. Впрочем, некоторые авторы с этим не согласны, они считают, что и первая тенденция проявляется так же рано.

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ И ОДОМАШНИВАНИЕ

Допускалось также, что способность к запечатлению — всего лишь аномалия, вызванная одомашниванием, но Готлиб (1961) обнаружил, что у диких уток она проявляется не в меньшей степени, чем у домашних пекинских уток.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ КРИТИЧЕСКОГО ПЕРИОДА

Продолжительность критического периода весьма изменчива. Первоначально считалось, что этот период весьма строго ограничивается первыми мгновениями жизни, но, как явствует из опытов Гуитона, длительность критического периода варьирует в зависимости от внешних условий. Кроме того, по данным Готлиба и Клопфера (1962), у утят оптимальные периоды для зрительного и слухового запечатления (кряканье матери) не совпадают.

Если животное выращено в условиях ограничения сенсорного притока, например в изоляции, то критический период удлиняется; у цыплят в таких случаях он может продолжаться до семи дней. Однако тот же Гуитон (1958—1959) показал, что предварительный групповой опыт не всегда приводит к уменьшению чувствительного периода. Если изолировать утят, которых до того выращивали в группе, то они примутся преследовать любой движущийся объект.

Но чувствительный период всегда заканчивается; возникает вопрос, чем это определяется. Лоренц предложил одно из первых объяснений, предполагавшее чисто внутренний детерменизм, связанный с возрастом. Однако известно, что условия предварительного содержания изменяют продолжительность критического периода; следовательно, говорить об исключительном значении врожденных факторов не приходится. Хайнд (1953) считает, что развитие у животного реакции страха тормозит *запечатление*. Иногда (например, у пекинских уток) критический период завершается до первого проявления реакции страха или тогда, когда эта реакция еще слабо выражена.



Фиг. 49. Число удачных запечатлений (в %) как функция возраста у уток.

Боязнь незнакомых предметов противоположна запечатлению; физиологическим ее проявлением служат, например, учащение дыхания, спонтанная дефекация и т. д. Чем же, однако, вызывается страх? Многие наблюдатели давно отмечали, что одни и те же объекты могут сначала пугать, а затем привлекать молодых птиц, и наоборот. У кур наблюдаются колебания: они то подходят к незнакомому предмету, то отходят от него. Шаллер и Эмлен (1962) обнаружили, что у многих представителей отряда куриных, выращенных в группе, стремление избегать незнакомых предметов нарастает до четвертого-шестого дня жизни. Особенно важно, что неожиданный испуг (вызванный внезапным шумом или незнакомым предметом) заставляет птицу кидаться к предмету, который был запечатлен, и после этого некоторое время чаще подходить к нему (см., например, Гуитон, 1961).

Часто трудно бывает установить, что считать первым проявлением страха в жизни животного. Если, как полагает Слакин, за проявление страха считать жалобный писк цыплят, тогда чувство страха проявляется в самые первые мгновения жизни; если же считать критерием попытки испуганного цыпленка убежать, то первые проявления страха приходятся на 24-й час жизни. Добавим к этому, что содержание в группе с раннего возраста, по-видимому, *усиливает у цыплят боязнь* незнакомых предметов.

Хесс (1959) воздействовал на птиц транквилизаторами с целью ослабить у них возможную эмоциональную реакцию и попытаться увеличить или уменьшить продолжительность периода запечатления. Были испробованы мепробамат и хлорпромазин — препараты, эффективно подавляющие чувство страха. Однако действие этих веществ оказалось различным. Мепробамат сделал запечатление почти невозможным, хотя не влиял на уже состоявшееся запечатление. Хлорпромазин, напротив, облегчал запечатление. Это вещество снижает интенсивность обмена и, вероятно, просто удлиняет чувствительный период. Мепробамат также снижает интенсивность обмена, но одновременно он в отличие от хлорпромазина расслабляюще действует на двигательную мускулатуру; по-видимому, он нарушает локомоторные реакции, сопровождающие процесс запечатления.

РАННЕЕ И ПОЗДНЕЕ ОБУЧЕНИЕ

Феномен запечатления ставит перед нами серьезные теоретические проблемы, поскольку здесь речь идет о неподкрепляемом и почти мгновенном обучении. Возникает вопрос: имеются ли какие-нибудь различия в раннем обучении (запечатление) и обучении во взрослом состоянии — различия, которые могли бы подсказать нам, чем разнится их природа? Некоторые исследователи считают, что такие различия существуют. Например, Манн (1954) показал, что у новорожденных детей почти невозможно выработать классический условный рефлекс; с возрастом же это становится возможным. Аналогичные опыты ставились и на животных. По сообщению Стенли и сотр. (1963), у щенков, не достигших двухнедельного возраста, почти невозможно выработать устойчивую реакцию избегания. Однако те же авторы показали, что инструментальный рефлекс с пищевым подкреплением можно выработать уже у однодневных щенков.

Джеймс и Бинк (1963) показали, что у однодневных цыплят не удается выработать реакцию избегания: она формируется только на третий-пятый день жизни. Винс (1958), исследуя способности воробьиных к обучению в зависимости от возраста, обнаружил существенные различия между молодыми и взрослыми птицами; особенности, отмеченные при обучении очень молодых птиц, обусловлены, несомненно, их высокой реактивностью.

Хайнд (1955), однако, не находит, что запечатление отличается от обычного обучения, и даже Лоренц (1955) полагает, что это всего лишь одна из форм условного рефлекса. Хайнд и его коллеги (1956) считают, что в этом случае речь должна идти о «самоподкрепляемом» обучении, а Слакин говорит даже об обучении без подкрепления (?).

Действительно, при ближайшем рассмотрении оказывается, что запечатление имеет много общего с обычным обучением. Запечатление, как бы быстро оно ни происходило, требует некоторого времени; кроме того, оно в определенной степени обратимо. Но тем не менее запечатление нельзя считать условным рефлексом,

поскольку предъявляется только один раздражитель. В некоторых случаях сильная эмоция «подкрепляет», если можно так сказать, или по крайней мере повышает чувствительность восприятия.

Однако, как явствует из опытов Джеймса (1964), между запечатлением и условными рефлексами существует *связь*. Он обратил внимание на то, что цыплят привлекает источник прерывистого света, и подвесил его к цветному шару. По прошествии некоторого времени он оставил только шар, и оказалось, что он по-прежнему привлекает цыплят.

Запечатление более уместно было бы сравнить с латентным обучением. В этом случае молодым животным некоторое время демонстрируют, не подкрепляя, какой-нибудь произвольный предмет. Впоследствии животные гораздо лучше распознают этот предмет, чем другие предъявляемые им объекты.

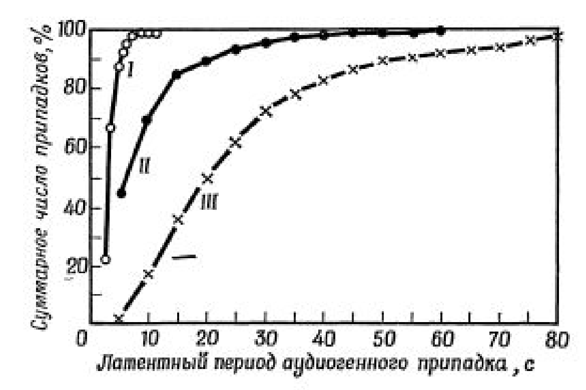
ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

К 1951 году стало ясно, что гены принимают участие в контроле поведения. Именно в этом году Стертевант обнаружил, что ген желтой окраски вызывает нарушения процесса спаривания у самцов дрозофилы; этот эффект объяснили в то время слабостью мускулатуры. Позднее Бэсток (1956) показал, что этот ген вызывает нарушение одного из основных элементов поведения при спаривании: у обладателей этого гена крыло, направленное в сторону самки, вибрирует слабее и с меньшей частотой. Однако интерес к генетике поведения возник сравнительно недавно. Скотт (1943) был одним из первых, кто досконально изучил поведение дрозофил дикого и мутантных штаммов. На дрозофиле была также установлена генетическая обусловленность полового поведения и механизмов половой изоляции.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

У мышей известно более пятидесяти мутаций, затрагивающих нервную систему: некоторые гены имеют плейотропное действие и могут одновременно влиять также на другие признаки, например на окраску животного. Ген d^1 в гомозиготном состоянии вызывает посветление шерстного покрова и в то же время очень значительную дегенерацию миелина в раннем возрасте. Можно привести множество подобных примеров. Так, у собак, гомозиготных по гену M, обычно наблюдается меланизм, одновременно для них характерны глухота и микрофтальмия. Но, может быть, имеются гены, которые контролируют только поведенческие признаки, не вызывая морфологических изменений? Несомненно, такие гены существуют, но их трудно обнаружить. В качестве примера приведем хотя бы дальтонизм и способность ощущать вкус фенилтиокарбамида у человека.

Необходимо было разработать количественные методы, позволяющие измерять действие генов, поскольку в данном случае речь идет не о простых морфологических изменениях, а об изменении поведения. Действие генов можно охарактеризовать некоторыми средними значениями и значениями дисперсии. Оценивая этими методами врожденное пристрастие к алкоголю у мышей мутантных линий A, J, C 57 B1, DBA, Фаллер обнаружил, что этот признак может быть доминантным, рецессивным или промежуточным



Фиг. 50. Отбор по максимальной чувствительности к звуковым раздражителям (аудиогенные кризы).

I — отбор в течение 7 поколений; *II* — в течение 2 поколений; *III* — без отбора. Через семь поколений 90% мышей были так же чувствительны к звуку, как и наиболее чувствительные животные исходной группы, в которой они составляли всего 2%.

в зависимости от скрещивания. С другой стороны, иногда бывает довольно трудно установить *корреляцию между поведением и генотипом*. Например, мыши линии C 57 B1/10 чаще дерутся за корм, чем мыши BA LB/c, более эмоциональные при оценке по тесту «открытого поля» (по дефекации) [1]. Маас (1962, 1963) обнаружил, что у мышей линии BA LB/c концентрация серотонина выше, чем у мышей C 57 B1/10. Если мышам обеих линий ввести резерпин, блокирующий действие серотонина, то их поведение выравнивается. Следовательно, правомерно было бы предположить, что

[1] Метод «открытого поля» (Холл, 1934) состоит в регистрации поведения крыс, которых помещают в непривычную для них обстановку — в ярко освещенную круглую выгородку диаметром около 2 м. Подсчет числа актов дефекации и мочеиспускания служит для оценки пассивно-оборонительного поведения («эмоциональность»), а число перемещений животного по выгородке — для оценки «двигательной активности». — *Прим. перев.*

различия в агрессивности у мышей линии C 57 B1/10 и BA LB/c обусловлены различиями в содержании серотонина. Но эти две линии различаются также по другим признакам: окраске шерстного покрова, пристрастию к алкоголю и т. д., и объяснить все это разным уровнем серотонина невозможно. К тому же у мышей линии BA LB/c мозг обычно крупнее, так что их поведение может определяться множеством других механизмов.

На поведение могут влиять и гормональные изменения, в свою очередь контролируемые генотипом. Например, у крыс, которых отбирали по признаку повышенной эмоциональности (тест на дефекацию), вес щитовидной железы значительно выше, чем у крыс менее эмоциональных линий (Йикель и Роудс, 1941). Судя по характеру выведения радиоактивного иода, у крыс более эмоциональных линий имеется некоторый гипертиреоидизм.

Мыши линий HS и DBA/2 отличаются повышенной чувствительностью к звуковым раздражителям (фиг. 50); Гинзбург (1954) обнаружил, что диамокс — ингибитор карбоангидразы — сильно снижает чувствительность животных *обеих* линий. В то же время глутаминовая кислота оказывает защитное действие только на мышей линии DBA/2.

ПОВЕДЕНИЕ ПЧЕЛ ПРИ ОЧИСТКЕ УЛЬЕВ

Поведение пчел при очистке ульев служит ярким примером генетического контроля поведения (Ротенбюхлер, 1964). Пчелы подвержены заболеванию, которое носит название американского гнильца. Эта болезнь, вызываемая *Bacillus larvae*, очень заразна и поражает пчелиный расплод; зараженные личинки быстро гибнут и разлагаются. Ротенбюхлер обратил внимание на то, что некоторые колонии пчел проявляют устойчивость к этому заболеванию. Довольно легко были обнаружены причины устойчивости: в таких колониях рабочие пчелы очень быстро убирают погибших личинок, поэтому инфекция не может распространиться. Генетический анализ показал, что в поведении пчел при очистке ячеек различаются две стадии, контролируемые каждая одним геном. Ген *u* контролирует только распечатывание ячейки над больной личинкой, а ген *r* ответствен за удаление самой личинки. Для эффективной очистки улья необходимо сочетание обоих элементов поведения. Интересно, что пчелы, устойчивые к американскому гнильцу, не агрессивны и почти никогда не жалят.

Брюэлл (1964) поставил вопрос: возможен ли гетерозис поведенческих признаков? Для этого он отобрал 4000 мышей различных линий и провел скрещивания. Оказалось, что исследовательская и общая активность (оцениваемая по скорости бега животного в беличьем колесе) у потомков первого поколения значительно повысилась (по сравнению с родителями), а это свидетельствует

о гетерозисе. В то же время другие физиологические показатели, такие, как содержание холестерина в крови и число эритроцитов, не повысились; их значения были промежуточными. Брюэлл предположил, что такая «промежуточная наследственность» характерна для тех признаков, которые не дают животному никаких преимуществ при отборе; напротив, гетерозис характеризует те признаки, которые уже были закреплены естественным отбором. Объяснение это весьма надуманно и к тому же его невозможно проверить.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ

Половое поведение. Янг и его коллеги отметили, что морские свинки разных линий обладают разной половой активностью. У кастрированных самцов морских свинок, принадлежащих к линиям с высокой и низкой половой активностью, эту активность можно восстановить, если вводить им парентерально андрогены. При этом половая активность восстановится лишь до того уровня, который свойствен в норме данной линии (Грант и Янг, 1953). Следовательно, эта активность определяется не содержанием андрогена как таковым, а врожденной способностью реагировать на этот гормон. Та же закономерность наблюдается в опытах с кастрированными самками морских свинок (Гой и Янг, 1957).

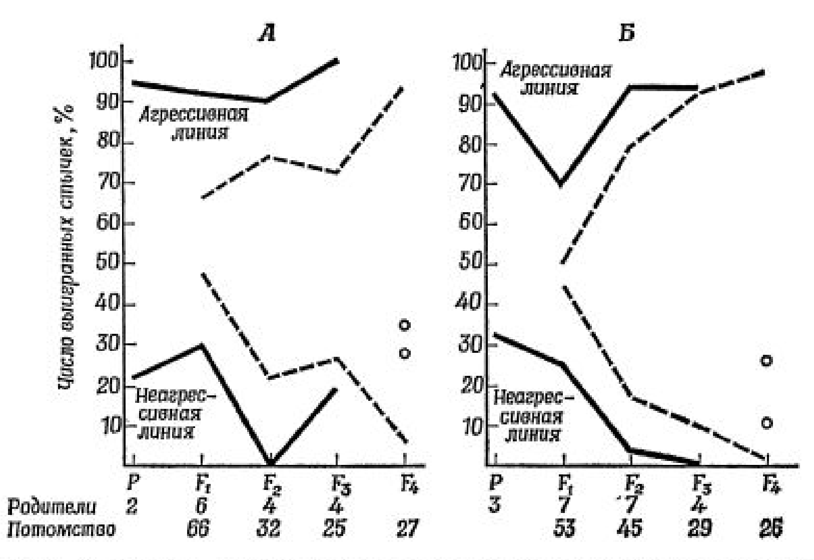
Генетический анализ не дал четких результатов. Несомненно, это объясняется тем, что в данном случае мы имеем дело с количественными, а не с качественными различиями в половом поведении, а кроме того, многие признаки поведения крайне гетерогенны и их проявление зависит от весьма различных факторов. Например, у морских свинок, изученных Гоем и Джекуэем, некоторые особенности эструса определяются, по-видимому, тремя независимыми факторами. Поведение самок, когда они, подобно самцам, делают садки на других особей, контролируется более чем одним фактором (возможно, при участии генов-модификаторов).

У коров швейцарской симментальской породы и у телемарков из Норвегии течка сопровождается характерными изменениями в поведении, чего не наблюдается у шведских красных коров.

Степень половой активности у кур также наследственно детерминирована (Вуд-Гаш, 1958); так, была обнаружена положительная корреляция между размерами гребня у петухов и числом спариваний. Размер гребня служит также хорошим показателем секреции андрогена. Можно, следовательно, допустить, что наследственный контроль осуществляется отчасти посредством регуляции секреции андрогена. Однако число спариваний не служит мерилом фертильной способности: петухи с низкой половой активностью производят даже больше спермы (Вуд-Гаш, 1960).

Родительское поведение. У некоторых домашних животных, например у кроликов породы X (Соуин и Курран, 1952), самки совершенно не заботятся о своих детенышах. Такой тип поведения был специально исследован на курах. Некоторые линии кур откладывают яйца, но не насиживают их. Оказалось, что по крайней мере у некоторых линий фактор «насиживания» локализован, по-видимому, в половой хромосоме.

Изменчивость агрессивного поведения (фиг. 51). Хорошо известно, что агрессивное поведение может различаться у разных линий. Например, быки молочных пород более агрессивны, чем мясных;



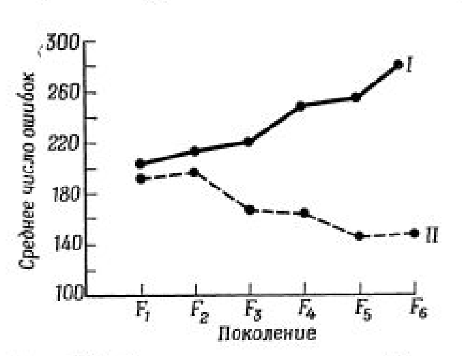
Фиг. 51. Получение агрессивной и неагрессивной линий белых леггорнов с помощью отбора.

А — самцы; Б — самки. (Сплошная линия — результаты, полученные для родителей, пунктирная линия — для потомства.)

жесткошерстные фокстерьеры значительно агрессивнее кокер-спаниелей. В общем домашние животные гораздо более покладисты, чем дикие; несомненно, что отбор домашних животных велся и по этому признаку. Однако не следует считать, что дикие животные обязательно очень агрессивны. Волки, например, дерутся между собой крайне редко в отличие от некоторых пород собак, которых почти невозможно содержать в группе (Фаллер, 1953). Агрессивность можно оценивать частотой драк, соотношением числа побед и поражений, первенством в захвате пищи и т. д. Все эти критерии, впрочем, не слишком хорошо коррелируют между собой. Известны некоторые удачные попытки отбора по признаку агрессивности (бойцовые петухи). Крысы, которых отбирали по признаку пониженной эмоциональности, оказались значительно агрессивнее, чем эмоциональные крысы (Холл и Клейн, 1942).

Несомненно, наследственна и «дикость диких крыс», равно как и «кротость» белых лабораторных крыс. Наследственный характер этой особенности доказывается результатами скрещивания диких и лабораторных крыс.

Лэт заметил также, что более эмоциональные крысы больше едят, а когда им предоставляется выбор, предпочитают пищу, богатую углеводами; менее эмоциональные крысы выбирают в таком случае жиры и белки. Таким образом, особенности поведения связаны с физиологическими особенностями, которые в свою очередь наследственно детерминированы.



Фиг. 52. Селекция крыс, неспособных (*I*) и способных (*II*) при обучении в лабиринте.

Исследования эмоциональности методом «открытого поля» с применением селекции и инбридинга проводились Бродхарстом. Он вывел две линии крыс, характеризующиеся одна высокой, а другая низкой эмоциональностью.

Способность к обучению. Уже давно делаются попытки вывести «способных» или, напротив, «неспособных» крыс по их поведению в лабиринте (Трайон, 1940; Томпсон, 1954). Но крысы Трайона оказались «способными» только в автоматическом лабиринте определенного типа, использовавшегося для отбора. Эти крысы гораздо меньше отвлекаются на шум автоматического механизма, но в то же время они лучше ориентируются в пространстве и запоминают положение цели. Однако теперь признано, что «лабиринтная методика» отнюдь не является идеальной для отбора, поскольку обучение при этом зависит от слишком многих факторов. По данным Сирля, «способные» крысы чувствительнее к раздаче корма и меньше отвлекаются; по сведениям Кречевского, «неспособные» крысы в большей степени полагаются на зрительные раздражители.

Что касается генетики обучения, то все попытки разобраться в этом вопросе до настоящего времени не дали положительных результатов; не известно, контролируется ли поведение, связанное с обучением, одним геном с плейотропным действием или же полигенной системой. Результаты скрещивания предсказать трудно (фиг. 52).

ОПЫТ МАК-ДУГАЛА

Эксперимент Мак-Дугала был предпринят специально для исследования наследственной обусловленности обучения. Крыс обучали плыть в определенном направлении, не заплывая в ярко освещенные отсеки, где их ударяли током. По утверждению Мак-Дугала, крысы в последовательных поколениях обучались этому поведению быстрее. Агар повторил этот эксперимент, ставя опыт на протяжении 20 лет, но в отличие от Мак-Дугала он каждый раз оставлял контрольных крыс. Оказалось, что скорость научения контрольных животных (предков которых не обучали) возросла в такой же степени, что и скорость научения экспериментальных животных. Скорее всего такое улучшение вызвано более совершенной работой экспериментаторов, которая также улучшается со временем, по мере приобретения навыка.

ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК

У собак *зрение* может быть лучше или хуже в зависимости от породы. В общем можно сказать, что различия в интенсивности освещения собаки воспринимают так же хорошо, как и люди, а различия в форме — гораздо хуже. Между тем на предметы непривычной формы собаки реагируют довольно сильной реакцией страха; пастушеские собаки способны воспринимать движение руки хозяина на расстоянии 1800 м.

Собаки разных пород бегают с разной скоростью. Среди них есть очень быстрые бегуны; например, борзые могут развивать скорость до 45 км/ч. Таким образом, собаки — одни из самых быстроногих млекопитающих. Интересно, что разные породы собак могут пользоваться лапами для совершенно различных целей.

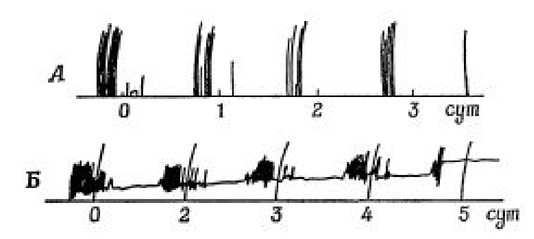
Иерархические взаимоотношения у собак разных пород тоже различны. Как правило, доминирование среди самцов определяется весом животного, у самок же вес не играет такой роли. У жесткошерстных фокстерьеров и басенжи кобели обычно доминируют над суками, тогда как у кокер-спаниелей и гончих доминирование не связано с полом. В стаях басенжи иерархия обычно жесткая, группы замкнуты и чужака в них принимают с трудом; наоборот, у кокер-спаниелей иерархия слабо выражена, а чужаков в стаю они принимают легко (Кинг, 1954). Некоторые породы очень агрессивны (сторожевые собаки).

Очень интересно поведение собак, бегущих по следу. К сожалению, оно еще недостаточно изучено. Собаки некоторых пород, например немецкие овчарки, легко научаются различать людей по запаху. Как указал Мост (1928), во время преследования собаки могут ориентироваться как по запаху преследуемого человека, так и по запаху примятой каблуками травы и земли. Калмус (1955) показал, что собаки способны различать по запаху следы двух однояйцовых близнецов. Обонятельная чувствительность у собак повышается, если им вводить амфетамин (Крушинский и Флёсс, 1959).

У пастушеских собак отбор шел в другом направлении; в них ценится способность воспринимать зрительные сигналы (рука, протянутая в сторону животного, отошедшего от стада). Этих собак обучают регулярно оглядываться на пастуха.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСЫ

Когда говорят о биологических ритмах, то имеют в виду не только периодические процессы, изменяющиеся в зависимости от времени суток; некоторые животные активно пользуются эндогенными часами *для измерения времени* (например, пчелы). Фотопериодизм у растений и некоторых насекомых представляет явление другого порядка. У многих растений нормальный рост возможен только при чередовании света и темноты, и соотношение



Фиг. 53. Ритмы активности при постоянном слабом освещении у таракана (*Periplaneta americana*) (*А*) и у *Mesocricetus auratus* (*Б*). Амплитуда записи соответствует интенсивности движения.

длительности светового и темнового периодов во многих случаях определяет поведение растений (Вент). В этом случае протекающие в организме процессы регулируются не количеством света, а *продолжительностью* светового дня.

Говоря о периодических процессах в живых организмах, пользуются терминами «суточный ритм» или «двадцатичетырехчасовой ритм», хотя его период редко равняется точно 24 ч. Англичане ввели термин «циркадный [1] ритм», который все больше входит в употребление (фиг. 53).

[1] Слово «циркадный» происходит от двух латинских слов: circa (около) и dies (день). Впервые его предложил Хальберг для обозначения ритмов имеющих период около суток.— *Прим. ред.*

НЕКОТОРЫЕ ПАРАМЕТРЫ РИТМА

Ломан, изучая ритм активности мучного хрущака, *Tenebrio molitor*, выделил три параметра: спонтанную частоту, общий уровень активности и фазовый угол (разность между моментом начала активности и сигналом датчика времени). Эти параметры, как оказалось, *изменяются по-разному под влиянием внешних воздействий*. Так, спонтанная частота ритма активности с увеличением освещенности возрастает, но не зависит от температуры; общий уровень активности не зависит ни от интенсивности, ни от длительности освещения, но зависит от температуры. Фазовый угол уменьшается с увеличением освещенности; он максимален в интервале температур от 25 до 30 °С. Отношение продолжительностей периодов активности и покоя зависит одновременно и от света, и от температуры.

СТАБИЛЬНОСТЬ И ТОЧНОСТЬ

Точность эндогенных часов очень велика (до нескольких минут в сутки, по данным Питтендрая), но у каждой особи своя, причем индивидуальные различия иногда весьма значительны. *Стабильность* эндогенных часов проявляется, когда организм помещают в неизменяющиеся условия; в этом случае можно видеть, что определенный характер циклических изменений активности сохраняется весьма длительное время, причем сами периодические процессы могут быть весьма разнообразными (например, движения или только периодические изменения метаболизма).

Обычно если температура и освещенность не изменяются, то спонтанный ритм также сохраняется неизменным, по крайней мере в течение двух-трех дней, однако известны случаи сохранения ритма активности в постоянных условиях до трех месяцев и более, например у наяд поденок или у жука *Bolitotherus cornutus*. У *B. cornutus* и у мухи *Dacus tryoni* ритм может сохраниться даже после метаморфоза, а у *Dacus tryoni* он сохраняется неизменным от поколения к поколению (впрочем, последнее утверждение недостоверно).

Ритм изменения окраски у краба *Uca* в постоянных условиях может сохраняться неизменным в течение нескольких месяцев. У амбарного долгоносика *Calandra granaria* (Бирюков, 1964) в естественных условиях или при искусственном чередовании света и темноты (12 ч света — 12 ч темноты) наблюдается циркадный ритм активности, имеющий однофазовый характер, с максимумом в середине дня. Ритм этот сохраняется без изменений в культурах, годами поддерживаемых в полной темноте и при постоянной температуре. При непрерывном освещении ритм активности приобретает двухфазовый характер (второй максимум активности отмечается через два часа после наступления темноты в естественных условиях, т. е. примерно в 20 ч). Кроме того, у *Calandra granaria* имеется эндогенный ритм чувствительности к свету с максимумом, почти точно совпадающим со вторым пиком активности. Однако у этих насекомых существуют значительные индивидуальные различия, а иногда отмечаются резкие нарушения ритма, связанные, быть может, с фазами луны (см. ниже).

Если ритмический процесс угасает, например в условиях длительной темноты, то ритм можно восстановить путем кратковременного освещения (у дрозофилы для этого бывает достаточно световой вспышки продолжительностью в доли секунды). Если нужно вновь запустить ритм после продолжительного периода непрерывного освещения, то для этого достаточно поместить насекомое на короткое время в темноту. Иногда для восстановления ритма требуется только изменить температуру.

ИЗМЕНЕНИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ВНЕШНИМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ НА ПРОТЯЖЕНИИ ЦИКЛА

Давно известно, что некоторые животные днем стремятся к свету, а ночью избегают его. Как показали Джан и Крешителли, ретинограмма жука-плавунца при воздействии одного и того же раздражителя периодически меняется в зависимости от времени суток. Чувствительность рыб к действию различных препаратов, а также ко многим другим воздействиям изменяется в зависимости от времени суток: впрочем, неизвестно, продолжают ли сохраняться эти различия в неизменных условиях. В клетках асцитной карциномы Эрлиха (у мышей) отмечается весьма заметный ритм митоза (Менг и Поль); периодически меняется и их чувствительность к противоопухолевым средствам типа горчичного газа. Максимум чувствительности раковых клеток к действию терапевтических средств отмечается перед минимумом их митотической активности. Отмечены суточные вариации в чувствительности к действию инсулина и кардиотонических препаратов.

ЭНДОГЕННЫЕ И ЭКЗОГЕННЫЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ ЦИРКАДНЫХ РИТМОВ

Носят ли ритмы врожденный характер или они запечатлелись в организме под воздействием внешних условий? Для того чтобы ответить на этот вопрос, различных животных помещали непосредственно после рождения в определенные условия, сохранявшиеся неизменными на протяжении нескольких поколений. Пытались также воздействовать на организм внешними синхронизирующими ритмами, период которых отличался от периода естественных ритмов. Обычно такие эксперименты заканчивались безрезультатно в том смысле, что организм сохранял свой собствен-

ный ритм, даже если несколько поколений предков подвергались воздействию необычных внешних ритмов. Можно привести пример все с той же дрозофилой, когда мух на протяжении 18 поколений выращивали в условиях непрерывного освещения, но это не помешало вылету имаго дрозофилы в положенное время. У мышей ритм активности также может сохраняться на протяжении нескольких поколений, если даже они выращиваются в неизменных условиях.

С другой стороны, вылет самок бабочки-желтушки *Colias*, различающихся по одному сцепленному с полом гену, происходит в разное время (Хованиц). Более того, у разных видов свет привлекает самцов и самок также в разное время, что говорит о различиях в их ритмах активности.

Как мне кажется, было бы интересно рассмотреть гомогенные популяции насекомых с точки зрения ритма. Фингерман, Лаго и Лоу обнаружили, что у некоторых особей кузнечика *Romelea microptera* пик активности приходится на вторую половину дня, а у других — на утро.

Очевидно, лучшим тестом на эндогенную природу ритмов служит скрещивание рас с различными ритмами активности. Именно такой эксперимент и предпринял Данилевский с различными расами бабочки *Acronycta rumicis*. Среди гибридов оказались особи, у которых критическая продолжительность дня, определяющая наступление диапаузы, имела промежуточное значение.

Ритмы активности явно носят черты приспособленности к условиям среды. Так, у жужелицы *Carabus violaceus*, обитающей в арктических областях с их долгим полярным днем, циркадный ритм выражен очень нечетко, даже если содержать насекомых в лаборатории в условиях строгого чередования дня и ночи.

В то же время у обитателей пещер, например у ракообразного *Niphargus puteanus*, вовсе нет циркадного ритма, а периоды активности различны у разных особей.

ВОЗБУЖДЕНИЕ РИТМИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

Ритм включается обычно под влиянием внешних раздражителей, из которых наиболее действенным является освещение. Например, период двигательной активности у таракана *Periplaneta* всегда приходится на ночь даже при нерегулярных изменениях дневной и ночной температуры; если же таракана освещать ночью, а днем держать в темноте, то ритм изменится на противоположный.

Не следует, однако, считать, что для возбуждения ритма активности требуется освещать животное весь день или всю ночь. Чтобы запустить ритм активности у таракана, содержавшегося до того в полной темноте и не проявлявшего никакой периодической активности, достаточно продержать его на свету 2 ч. Известно, что ритм вылета имаго у дрозофилы носит очень четкий характер; для того чтобы запустить этот ритм, достаточно осветить культуру, содержавшуюся в темноте, вспышкой света продолжительностью 1/2000 с.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Поразительно, сколь незначительно влияние температуры на биологические ритмы. Например, изменение температуры в интервале между 16 и 32 °С не оказывает никакого воздействия на чувство времени у пчел; ритм вылета у дрозофилы не изменяется в интервале температур от 16 до 26 °С.

Мы вовсе не хотим сказать, что температура никак не сказывается на *амплитуде* периодического процесса, но на *фазу* и на *период* такого процесса температура почти не влияет. Можно сказать, что эндогенные ритмы и зависят и не зависят от изменений температуры: зависит амплитуда, время же запуска ритма не зависит. Бюннинг, например, показал, что изменения температуры в интервале от 19 до 29 °С не влияют на период ритма активности у тараканов *Periplaneta*. Если же тараканов содержать в условиях постоянного освещения, в результате чего ритм утрачивается, то добиться восстановления периодического процесса можно изменением температуры, хотя освещение останется неизменным (Клаудсли-Томпсон). Напротив, если насекомое содержалось в условиях правильного чередования света и темноты, то в этом случае на ритм активности не повлияет даже повышение температуры на 10 °С в продолжение 4 ч (каждые сутки).

У многих низших животных понижение температуры до 0 °С полностью останавливает биологические часы; когда же температура становится нормальной, ритм восстанавливается, но происходит сдвиг фазы на время, соответствующее времени охлаждения.

У теплокровных животных этого не наблюдается. Раусон на мыши *Peromyscus* и на хомяках показал, что понижение температуры тела в продолжение нескольких часов приблизительно на 14 °С не вызывает заметного изменения периода ритма активности. Такие же результаты были получены на летучих мышах даже в тех случаях, когда температура понижалась до 3 °С (у *Myotis*). Фолк отметил, что и во время спячки у животных сохраняется активность, соответствующая нормальному ритму. Бюннинг показал, что суточный ритм сокращений изолированного кишечника у хомяков также не зависит от температуры. Впрочем, неверно было бы утверждать, что ритмы активности абсолютно независимы от температуры. Если в продолжение всего ритмического процесса животное попеременно ненадолго охлаждать и отогревать, то окажется, что *некоторые фазы периодического процесса*

очень чувствительны, тогда как другие совершенно нечувствительны к изменениям температуры. Регулярные изменения температуры, ритм которых не совпадает с нормальным ритмом активности, могут привести к возникновению нового ритма, который, однако, не слишком отличается от прежнего. Так, большинство животных не принимают внешний синхронизирующий восьмичасовой ритм, поскольку он сильно отличается от циркадного.

ВЛИЯНИЕ СВЕТА

Известно, что свет оказывает влияние на ритм. В частности, непрерывное освещение увеличивает период спонтанного ритма у мышей до 25...26 ч, тогда как при содержании мышей в темноте период ритма уменьшается до 23 ч. Известно также, что свет разных длин волн по-разному влияет на ритм. Например, при длительном освещении фасоли красным светом ритм движения листьев сохраняется очень долго, при воздействии же инфракрасных лучей эти периодические движения быстро прекращаются. И наконец, эффект облучения зависит от стадии ритма. На одних стадиях освещение замедляет периодические процессы, на других же ускоряет их.

Период свободных колебаний ритма активности регулируется сменой дня и ночи. Можно экспериментально вызвать изменение и даже инверсию ритма, но такая инверсия возникает не сразу. Чтобы вызвать инверсию ритма активности у навозного жука *Geotrupes sylvaticus*, требуется от 11 до 16 дней; приблизительно столько же времени требуется на обращение ритма у человека. Синхронизация внешнего суточного ритма и эндогенных часов происходит главным образом при посредстве *зрения*. Чтобы вызвать изменение ритма активности у таракана *Periplaneta*, нужно сохранить интактными не только сложные глаза, но и глазки. Однако процессы, происходящие в организме, весьма многообразны, и не все они с одинаковой быстротой реагируют на изменения внешнего синхронизирующего ритма. Существуют периодические процессы, ритм которых можно изменить на противоположный за 2...3 дня, тогда как для других, как мы видели, на это требуется не менее 10 дней.

У многих организмов такой инвертированный (измененный на противоположный) ритм сохраняется и тогда, когда животное помещают в неизменные условия, например содержат в постоянной темноте. Однако, как сообщает Ашофф (1954), у некоторых организмов, если их поместить на длительное время в темноту, самопроизвольно восстанавливается прежний ритм. Возможно, что у таких организмов имеется несколько независимых эндогенных часов, для инверсии которых требуется разное время. Если такое животное поместить в темноту до того, как все эндогенные часы

сменили свой ритм на противоположный, произойдет следующее: те часы, которые сохранили свой собственный ритм и еще не «переставили стрелки», постепенно вынуждают возвратиться к прежнему ритму остальные эндогенные часы.

Если организм некоторое время содержать в темноте, то для инверсии ритма вовсе не требуется освещения в течение 12 ч. Для этого часто бывает достаточно кратковременного освещения (несколько минут или даже менее). В этом случае фаза ритма понемногу сдвигается, пока пик активности не совместится со световой вспышкой. Интересно отметить, что этот процесс перестройки ритма происходит по-разному, в зависимости от того, опережает ли синхронизирующая вспышка максимум эндогенного ритма или, наоборот, отстает от него. В первом случае максимум сдвигается назад во времени, до совмещения со световым сигналом, а во втором — вперед, постепенно приближаясь к нему. Бюннинг считает, что такие световые периоды действуют аналогично повышению температуры.

Организму нельзя навязать внешний синхронизирующий ритм чередования света и темноты, слишком сильно отличающийся от двадцатичетырехчасового ритма. В общем организм довольно легко приспосабливается к 22- или 20-часовым циклам (11 ч света, 11 ч темноты). Однако приспособление к 16-часовому циклу практически невозможно. Что касается более длительных периодов, то верхние пределы продолжительности периодического цикла у растений, животных и человека не превышают 28...30 ч.

Ритмы с периодом менее суток. Многие исследователи пытались оценить «устойчивость» 24-часового ритма по отношению к внешним воздействиям. У жука *Anthia venator* можно вызвать 18-часовой ритм активности (9 ч света, 9 ч темноты) но этот ритм неустойчив, и *Anthia* быстро возвращается к своему циркадному ритму. У медляков и тараканов *Periplaneta* вообще невозможно вызвать 18-часовой ритм.

Ритмы и кратковременные внешние возмущения. Если таракана *Periplaneta* периодически подвергать воздействию внешнего ритма — 2 ч света, 6 ч темноты,— то сначала его активность совпадает с одним из световых периодов, а затем станет совершенно аритмичной. Впоследствии у тараканов, по-видимому, не сможет восстановиться нормальный циркадный ритм, если даже их поместить в обычные условия чередования дня и ночи. Самое интересное, что в результате таких нарушений ритма у тараканов развиваются глубокие поражения переднего отдела пищеварительного тракта, даже если пища имеется в неограниченном количестве; эти нарушения, должно быть, связаны с серьезными изменениями в функции подглоточного ганглия. В конце концов эти поражения приводят к образованию злокачественных опухолей (Харкер).

В зависимости от типа изменений, происходящих в окружающей среде, может меняться и форма ритма. Так, например, если таракана *Periplaneta* содержать сначала в условиях непрерывного освещения, за которым следует период темноты, то максимум активности наступает после начала темнового периода; если же насекомое сначала долго держать в темноте, а потом на свету, то возникают два пика активности: один в начале светового, а другой — в начале последующего темнового периода, причем первый максимум исчезает на несколько дней раньше второго.

Ритм активности и эндокринные железы. Как мы видели, ритм двигательной активности таракана *Periplaneta* можно нарушить. В дальнейшем мы увидим, что свет влияет на функционирование нейросекреторных клеток подглоточного ганглия, а именно их секрет регулирует ритм двигательной активности у таракана. Следует различать три стадии чувствительности к свету: на первой стадии секрет выделяется независимо от условий освещения, на второй — только под влиянием перехода от света к темноте, а на третьей стадии секрет вообще не выделяется, каковы бы ни были условия освещения. Таким образом, очевидно, что изменения ритма могут происходить только в том случае, когда световой раздражитель действует на стадии «разрешенной» секреции. Если же темнота наступает во время стадии «запрещенной» секреции, то непосредственно вслед за этим ничего не происходит, но следующий период секреторной активности начинается на 4...6 ч раньше обычного. Напротив, для того чтобы изменить ритм активности у домового сверчка, требуется длительное изменение внешних условий; если же эти изменения кратковременны, то быстро восстанавливается первоначальный ритм активности (Лютц).

ВЛИЯНИЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ В ГРУППУ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

У дрозофилы в популяциях, состоящих из насекомых только одного пола, имеются два пика суточной активности, в смешанных же группах отмечается всего один пик, приходящийся на ночь. Парк обнаружил, что у жуков *Megalodacne* период активности зависит от числа особей в группе. Наконец, у муравьев *Messor semirufus* обнаружено несколько ритмов активности, которые запускаются различными факторами [1]. Так, при низкой температуре муравьи активны утром, при более высокой — вечером, при еще более высокой — ночью.

[1] Здесь правильнее говорить не о взаимодействии нескольких, а о лабильности одного ритма.— *Прим. ред.*

РИТМЫ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Имеются бесчисленные наблюдения за периодической активностью животных в естественных условиях, но обычно они касаются перелетов, ритмов активности кровососания у кровососущих насекомых и ритмов откладки яиц.

У комара анофелеса максимум активности кровососания только один; он приходится на ночь и зависит не только от наступления темноты, но и от фазы луны. Максимум активности питания наступает через час или два после пика активности полета. Существуют значительные, впрочем мало изученные, колебания, связанные с возрастом.

Что касается ритма откладки яиц у комаров *Aëdes*, то он не зависит от ритма принятия пищи; пик откладки приходится на начало светового периода, даже если этот период сокращен до 4 ч или, более того, до 5 мин.

Для многих насекомых характерны бимодальные [1] ритмы. Например, у многих двукрылых один пик активности совпадает с восходом, а другой, более выраженный, — с заходом солнца. Почти у всех дрозофил ритмы бимодальны. То же наблюдается в некоторых случаях и у тараканов *Periplaneta*, даже если условия остаются постоянными. Экспериментальное изучение бимодальных ритмов только начинается.

ОРГАНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ РИТМ

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

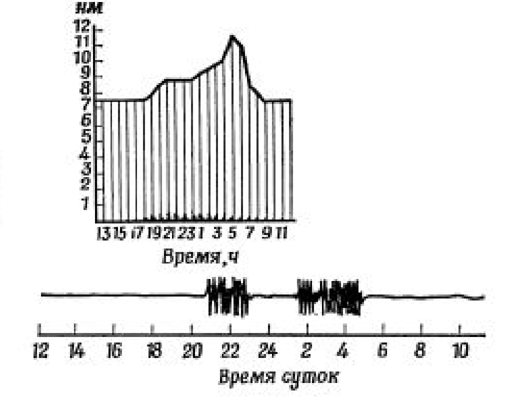
Одно время считали, что у ракообразных синусная железа, расположенная на глазном стебельке, регулирует ритм изменений пигментаций; по крайней мере доказано, что она вырабатывает гормон, вызывающий эти изменения. Однако, во-первых, не удалось обнаружить периодичности в активности этой железы, а во-вторых, ритм потребления кислорода у краба *Uca*, как показали Браун, Беннет и Небб, не меняется после ее удаления.

Periplaneta и другие насекомые со сходным типом регуляции. В своих широко известных экспериментах Харкер показала, что обезглавленный таракан *Periplaneta* еще сохраняет некоторую двигательную активность, которая, однако, полностью лишена какой бы то ни было периодичности. Если с таким «аритмичным» тараканом парабиотически соединить интактного таракана или только имплантировать ему подглоточный ганглий, взятый от насекомого с нормальной ритмической активностью, то у декапитированного таракана ритм восстановится. Если у *Periplaneta* охладить только подглоточный ганглий, так чтобы все тело оста-

[1] Ритмы с двумя пиками активности.— *Прим. ред.*

валось при комнатной температуре, то это вызовет отставание ритма активности по фазе на время, равное времени охлаждения. Харкер считает, что для сохранения ритма необходимо также какое-то вещество, которое вырабатывается в corpora cardiaca.

Нейросекреторная активность подглоточного ганглия, заторможенная в результате охлаждения, может быть восстановлена после отогревания, *но с отставанием, соответствующим времени охлаждения.* Однако вторые часы могут восстановить ритм нейросекреций, если это отставание незначительно и если на животное воздействует световой сигнал (вспышка света в темноте).



Фиг. 54. Изменение ядра в клетках corpora allata у жука Carabus nemoralis (вверху) и ритм двигательной активности (внизу).

Было показано, что ритм двигательной активности у кузнечика *Romelea* сохраняется после удаления у него corpora allata и даже после удаления мозга (Фингерман). Если же у *Romelea* удалить подглоточный ганглий, то ритм утрачивается, но после пересадки ганглия не восстанавливается в отличие от того, что наблюдается у таракана *Periplaneta*. Как отметила Харкер, эти различия могут объясняться тем, что Фингерман пересаживал подглоточные ганглии кузнечикам с интактным мозгом и corpora allata, тогда как она сама пересаживала ганглий декапитированному таракану. Милберн доказал, что corpora allata могут активировать функцию торакального ганглия.

Carausius и другие насекомые со сходным типом регуляции. Результаты, полученные на палочниках *Carausius*, отличаются от приведенных выше. У *Carausius* ритм активности невозможно изменить ни удалением corpora allata и corpora cardiaca, ни удалением оптических долей, ни имплантацией мозга или подглоточного ганглия. Однако удаление мозга или только его передней части прерывает ритм, после чего его уже невозможно восстановить обратной пересадкой. Если разрушить связи между мозгом и подглоточным ганглием, то ритм также утрачивается.

Ритмы и гормоны. У мух *Phormia regina* (Грин, 1964) период двигательной активности при постоянном освещении длится вплоть до полного истощения запасов питательных веществ в организме; потребление корма (сахарозы) вызывает немедленное снижение активности. Грин показал, что двигательная активность возбуждается гормоном, секретируемым corpus cardiacum, однако секреция этого гормона зависит от *переднего отдела кишечника*, который реагирует на наличие питательных веществ. При парабиотическом соединении сытого и голодного насекомых наблюдается отчетливое подавление двигательной активности у голодного насекомого. Активность подавляется не в результате разжижения крови (как предположили Бартон, Браун и Эванс), а именно из-за принятия пищи, поскольку введение воды нисколько не снижает двигательной активности *Phormia*.

ПОЗВОНОЧНЫЕ

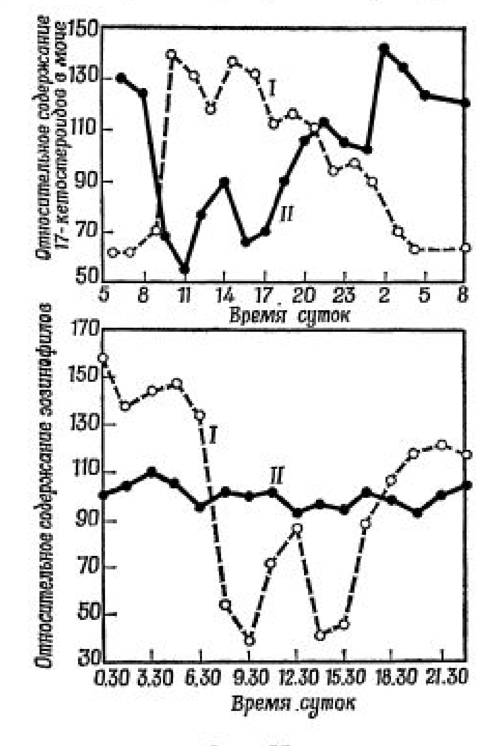
Далеко не все функции позвоночных контролируются эндогенными ритмами (фиг. 55—57); некоторые периодические процессы, например регулярные колебания частоты пульса и артериального давления, зависят всецело от внешних факторов. Напротив, выведение воды из организма, а также выведение с мочой ионов Cl^-, Na^+ и особенно K^+ контролируется эндогенным ритмом.

Исследователи уже довольно давно обратили внимание на то, что ритм расширения меланофоров Лампруа зависит от функционирования гипофиза, а изменения температуры тела, потребления кислорода и т. д. сопровождаются соответствующими колебаниями содержания адреналина в крови. Это проливает свет на возможную роль гипофиза и надпочечников в качестве желез, ответственных за возникновение ритмических процессов.

Хальберг показал, что *мерой активности надпочечников может служить число эозинофилов в крови*: когда активность очень велика, число эозинофилов обычно уменьшается. При экстирпации надпочечников весьма выраженный суточный ритм колебаний числа эозинофилов (максимум между 9 и 15 ч, минимум около полуночи) исчезает. После этой операции подавленным оказывается также ритм колебаний уровня гликогена в печени. Но существует еще ритм выведения 17-кетостероидов, полностью противоположный ритму колебаний числа эозинофилов в крови. У мышей, содержащихся в постоянной темноте на протяжении нескольких недель, этот ритм сохраняется все это время. Отметим, что ритм активности надпочечников сохраняется и у децеребрированных животных; таким образом, можно сделать вывод, что часы, синхронизирующие этот процесс, находятся не в головном мозгу. Особенно сильно зависит от ритма активности надпочечников поведение; у мышей

начало периода общей активности совпадает с повышением уровня кортикостерона (Хальберг).

Некоторые авторы считали, что контроль над ритмом активности надпочечников осуществляется гипофизом. В самом деле, после удаления гипофиза у крысы ритм активности надпочечников ускоряется. Однако уже через несколько часов он полностью восстанавливается (Левинсон, Уэлш, Абрамович). Удаление щитовидной

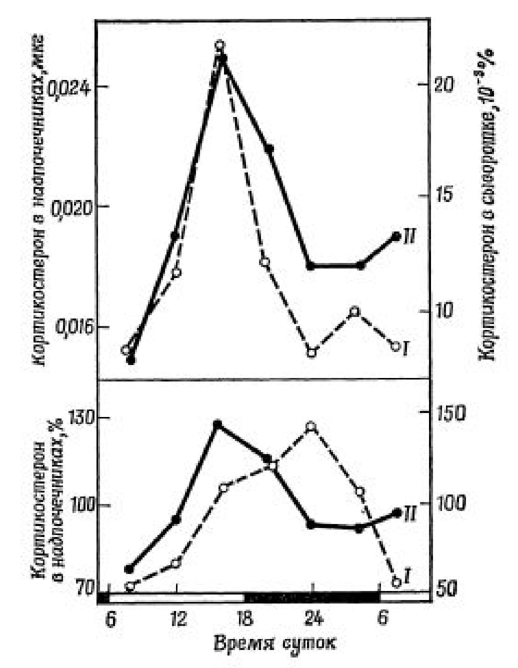


Фиг. 55.

Вверху — суточный ритм изменения числа эозинофилов в крови (*II*) и экскреции 17-кетостероидов с мочой (*I*). Внизу — ритм изменений числа эозинофилов у человека при гипофункции коры надпочечников (*II*) и у здорового человека (*I*).

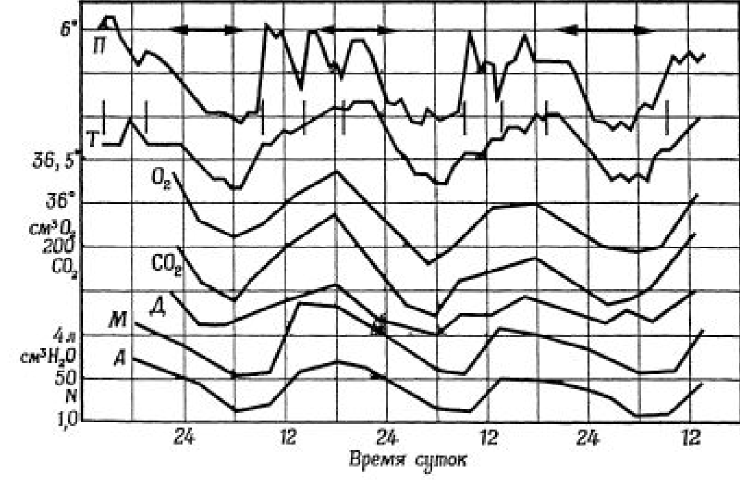
железы и желудка также не угнетает ритма (по данным Левинсона, Уэлша и Абрамовича, а также Рихтера).

Бюннинг полагает, что суточный ритм активности свойствен многим изолированным тканям и органам, но некоторые из них, например надпочечники, *осуществляют синхронизацию этих колебательных процессов*. Органы чувств и центральная нервная система каким-то еще не известным образом, несомненно, способны «переводить стрелки» эндогенных часов, хотя эти часы и не расположены в нервной системе.



Фиг. 56. Некоторые суточные ритмы у мышей.

Вверху — ритм изменений содержания стероидов (кортикостерона) в сыворотке (*I*) и в надпочечниках (*II*) мышей. Внизу — ритм клеточных митозов в паренхиме надпочечников (*I*) и содержание кортикостерона в надпочечниках (*II*).



Фиг. 57. Ритмы различных физиологических функций у человека.

Двойные стрелки соответствуют периоду сна, а вертикальные черточки — принятию пищи. Сверху вниз: пульс, температура, потребление кислорода, выделение углекислого газа, дыхание, мочеотделение, содержание азота в моче.

Эстральные циклы. Существует ритм секреции гонадотропных гормонов гипофизом. Если, например, удалить у половозрелых самок крыс гипофиз до двух часов дня, то овуляция у них задержится; та же операция, проведенная после двух часов дня, не оказывает тормозящего действия, так как к этому времени секрет уже находится в крови. Куры несут яйца только днем; гормоны, контролирующие ритм овуляции, воздействуют на нервную систему, что в свою очередь вызывает секрецию соответствующего гипофизарного гормона.

ХАРАКТЕР КОЛЕБАНИЙ В БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Каков характер колебаний в биологических системах? Можно ли уподобить их колебаниям маятника или же так называемым релаксационным колебаниям? Различия между этими колебательными системами в основном таковы: в случае колебаний маятника (так называемых гармонических колебаний) амплитуда более чувствительна к внешним воздействиям, чем частота; в случае релаксационных колебаний все обстоит наоборот. Для стабилизации качаний маятника после внешнего воздействия (изменение какого-либо фактора среды) требуется много времени, причем это относится и к частоте и к амплитуде. В случае релаксационных колебаний стабилизация происходит очень быстро; амплитуда таких колебаний изменяется по принципу «все или ничего», поскольку такая колебательная система может находиться лишь в одном состоянии, отличном от «нулевого» и зависящем только от параметров самой системы.

В какой же степени биологические часы соответствуют той или иной из этих двух физических моделей?

Реакции на низкие температуры. Мы видели, что понижение температуры в определенных фазах ритма не влияет на него в продолжение нескольких часов. Этот факт совместим с гипотезой, согласно которой колебательная система имеет фазу напряжения и фазу пассивного расслабления (релаксация). Если понизить температуру в период релаксации, то это, естественно, не вызовет никаких изменений.

Графики колебательных процессов. В одних случаях они близки к синусоиде, напоминая графики колебаний маятника. В других случаях они асимметричны, как это характерно для релаксационных колебаний.

Затухание колебательных процессов. Графики затухания некоторых периодических процессов в организме напоминают графики затухания гармонических колебаний и не похожи на графики релаксационных колебаний, которые резко обрываются. Тем не менее Бюннинг не считает, что это может служить окончательным доказательством гармонической природы биологических осцилляторов; впрочем, приводимая им аргументация трудна для понимания. Пожалуй, наиболее сильным аргументом в пользу «маятниковой» природы эндогенных часов служит тот факт, что эндогенные ритмы легко синхронизируются под влиянием внешних воздействий. Когда внешним воздействием служит свет или температура, то, по мнению Бюннинга, происходит следующее: воздействуя в фазе напряжения, эти факторы увеличивают напряжение в осцилляторе релаксационного типа, которое в этом случае поднимается несколько выше нормального уровня, т. е. фаза напряжения несколько удлиняется, вслед за чем наступает релаксация. Если же свет или температура действуют в фазе расслабления, то эта фаза прерывается и наступает фаза напряжения.

Питтендрай и Брюс считают, что для объяснения ряда эффектов, связанных с ритмом вылета дрозофилы, следует принять гипотезу о существовании двухосцилляторной системы ритмов. По меньшей мере один из таких осцилляторов представляет собой самовозбуждающуюся колебательную систему с периодом колебаний, близким к 24 ч, не зависящую от температурных воздействий. В условиях постоянной освещенности и температуры такой осциллятор сохраняет свой «естественный» период колебаний, но его фаза может быть смещена простыми и непериодическими сигналами.

ЭНДОГЕННЫЕ ЧАСЫ И ОРИЕНТАЦИЯ

Животные, при поисках пищи ориентирующиеся по солнцу, должны учитывать его суточные перемещения, поскольку в течение дня угол между направлением на источник пищи и на солнце непрерывно изменяется. Гоффман (1954) обучил скворцов летать за кормом в определенном направлении; вслед за этим он содержал их в условиях чередования света и темноты, причем этот внешний синхронизирующий ритм отставал от нормального ритма освещенности или опережал его на 6 ч. Через несколько дней Гоффман обнаружил, что эндогенные часы начали соответственно отставать или спешить, причем таким образом, что птицы стали вылетать в поисках корма под углом 90° к прежнему направлению. Как свидетельствуют результаты многочисленных наблюдений, эндогенные часы играют значительную роль в ориентации членистоногих. В качестве примера можно привести исследования Папи на пауке *Arctosa perita*. Если этого паука отнести от берега реки (обычного его местообитания), то он вернется назад, двигаясь перпендикулярно к берегу. Если же его отнести на другой берег реки, то он станет удаляться от воды. Доказать, что паук ориентируется исключительно по солнцу, можно довольно легко — достаточно поставить перед ним зеркало, отражающее солнечные лучи, что сразу же вызовет заметное нарушение ориентации. Можно также нарушить его ритм в лабораторных условиях и показать,

что этот паук, подобно скворцам, учитывает перемещение солнца. Совершенно аналогичное явление Папи наблюдал у рачков *Talitrus saltator*.

Некоторые животные, если держать их ночью при искусственном освещении, смогут и в этом случае выбирать правильное направление. Они как бы учитывают благодаря своим эндогенным часам, что солнце продолжает двигаться ночью в том же направлении, что и днем. Такое поведение встречается у скворцов, пчел и некоторых рыб. У рачков *Talitrus*, водомерок *Velia* и голубей наблюдается обратное, т. е. они ведут себя так, как если бы ночью солнце (или «стрелки» их эндогенных часов) перемещалось в обратном направлении.

Особенности эти частично определяются экологией животных. Так, пауки *Arctosa*, обитающие в Италии, не смогут ориентироваться в Финляндии с ее северным летом, когда солнце все лето не заходит; в то же время *Arctosa*, обитающие в Финляндии, свободно ориентируются вплоть до полуночи.

Различные биологические ритмы не всегда одинаковым образом и с одинаковой скоростью реагируют на одно и то же экспериментальное воздействие. По данным Фишера, если нарушить циркадный ритм зеленой ящерицы, то ритмы локомоторной активности и ориентации изменятся у нее одинаковым образом. Параллельное изменение ритма ориентации и геотаксиса отмечается у водомерки *Velia*. В таких случаях можно предположить, что два параллельно изменяющихся процесса регулируются одними и теми же эндогенными часами. У скворцов дело обстоит по-иному: для изменения ритма общей активности требуется два дня, а для изменения ритма ориентации — четыре. К тому же животные не всегда и отнюдь не автоматически пользуются своими эндогенными часами. По сообщению Жандера, муравьи *Formica rufa* способны учитывать перемещение солнца, если оно скрывается на некоторое время, только летом и осенью, но не весной; создается впечатление, что они должны обучиться этому. Если зеленых ящериц обучать двигаться в определенном направлении (так чтобы угол между этим направлением и солнцем оставался постоянным) всегда в один и тот же час дня, то они оказываются неспособными компенсировать суточные перемещения солнца: когда бы их теперь ни выпустить, они неизменно будут двигаться так, чтобы угол между направлением их движения и направлением на солнце был тот же, что и при обучении. Если же обучение проводить в разное время дня, то ящерицы смогут учесть суточные перемещения солнца и выберут правильное направление. В последнем случае они, по-видимому, воспринимают солнце в движении, а не как обычный неподвижный ориентир в отличие от того, что наблюдается у некоторых рыб. У водомерки *Velia currens*, как оказалось, имеются оба эти механизма — она способна учитывать

перемещения солнца и, кроме того, воспринимать его как обычный ориентир. Многие животные, ориентируясь по солнцу, учитывают только его азимут, не учитывая высоту, другие же учитывают и высоту, которая меняется ежечасно и ежедневно.

ЛУННЫЕ РИТМЫ АКТИВНОСТИ

Для некоторых животных, например *Talitrus*, ориентиром служит луна. Парди и Папи считают, что, кроме физиологического ритма активности, синхронного с движением солнца (нормальный циркадный ритм), у этих рачков имеется также лунный ритм (лунным ритмом можно назвать такой, при котором максимумы и минимумы проявляются в определенной фазе луны).

Многие морские животные, обитающие в прибрежной полосе, обладают приливными ритмами активности. Это явление впервые было описано у плоского червя *Convoluta* Боном (в 1903 году). Черви появляются на поверхности песка в период низкой воды и прячутся в песок, когда уровень воды поднимается. Эта ритмичность поведения сохраняется у червей и в аквариуме, когда прямое влияние приливов отсутствует. Правильные колебания поведения, соответствующие приливным ритмам, были обнаружены и у других морских животных — инфузорий, ракообразных и кишечнополостных при содержании в аквариумах.

Лунные ритмы активности свойственны очень многим морским животным. Весьма интересен случай периодического размножения у червя палоло. Тихоокеанский палоло (*Eunice viridis*), живущий на коралловых рифах у островов Фиджи и Самоа, всплывает на поверхность за день до фазы последней четверти в октябре или ноябре. Примерно так же ведет себя атлантический палоло (*Eunice facuta*), живущий у Антильских островов, с той разницей, что его появление на поверхности происходит за три дня перед фазой последней четверти в июле. Известно множество других примеров лунного ритма у животных. В некоторых случаях можно показать, что эти ритмы вызываются лунным светом. В частности, Хауеншильд, освещая червей палоло светом, близким по интенсивности к лунному, добился их размножения в лабораторных условиях. Весьма возможно, что в некоторых случаях ритм активности является как бы переплетением циркадного и приливного ритмов. Например, у краба *Carcinus maenas* одновременно имеются суточный и приливный ритмы активности, причем происходит медленное смещение одного ритма относительно другого и в результате их фазы совпадают каждые 15 суток (половина лунного цикла); тогда отмечаются особенно высокие пики активности.

Интенсивность лунного света составляет всего 1/500 000 интенсивности солнечного, но, как мы видели, в некоторых фазах ритм активности чувствителен к самому слабому свету.

ФОТОПЕРИОДИЗМ У ЖИВОТНЫХ

Фотопериодизм — явление, отличное от ритмов активности. Давно было известно, что для созревания растений важна не столько интенсивность освещения и температура, сколько длина светового дня. В 1924 году Маркович обнаружил, что, искусственно укорачивая световой день, можно добиться появления половых особей у тли *Aphis forbesi* весной, хотя нормально они появляются осенью. Искусственно увеличивая продолжительность светового дня, можно вызвать миграции у тли *Aphis sorbi* осенью, тогда как в естественных условиях они происходят весной. Увеличение размера половых желез с удлинением светового периода было продемонстрировано у оленей и у канареек. Наконец, свет регулирует наступление диапаузы у многих насекомых.

Однако эффективной может быть не только продолжительность светового дня. Тот же результат удается получить, если на короткое время (но не менее часа) включать свет во время темнового периода. При этом создается впечатление, что важна продолжительность не только дня, но и ночи. Таким образом, биологические часы способны измерять длительность как светового, так и темнового периода.

Освещение нельзя вводить в полночь; время включения света зависит от вида организма и от продолжительности дня. Харт обнаружил, что у самки хорька можно вызвать эструс, если она в течение 2 мес по 12 ч в сутки находится на свету, при условии, что между 12 и часом ночи включают свет (не менее чем на один час). В том случае, когда свет ночью не включают, требуется 18-часовой период освещения. Аналогичные явления наблюдаются у птиц, например у кур.

При оценке продолжительности светового периода высшие животные пользуются обычно зрением, однако оно бывает необходимо не всегда. Бенуа продемонстрировал это на утках. Весьма вероятно, что у насекомых свет действует не только на глаза, но и непосредственно на нервную систему.

ГЛАВА IV

ЭНДОКРИННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

ГОРМОНЫ И ПОВЕДЕНИЕ

ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ. ПОВЕДЕНИЕ, ПРЕДШЕСТВУЮЩЕЕ СПАРИВАНИЮ, И СПАРИВАНИЕ

Многочисленными экспериментами было доказано, что введением определенных гормонов можно вызвать преждевременное наступление половой зрелости. Хасслер и Мейер (1942) добились этого, вводя разным рыбам экстракт гипофиза карпа. В данном случае, очевидно, следует говорить о непосредственном воздействии секрета, поскольку введение гормона не сопровождается изменениями обмена веществ. Что касается земноводных, то еще в 1935 году было показано, что, вводя экстракт гипофиза, взятого от различных земноводных или млекопитающих, самцу жабы, можно вызвать у него половой акт в любое время года, тогда как в норме спаривание происходит только в самой середине лета; кроме того, препарат вызывает характерное кваканье, типичное для сезона размножения. Как показал в 1936 году Шапиро, для того чтобы вызвать у шпорцевой лягушки *Xenopus loevis* (эти земноводные широко используются в качестве лабораторных животных) половое поведение в искусственных условиях, необходимо ввести гонадотропный гормон или вытяжку гипофиза, причем не только самцу (с тем чтобы вызвать у него половую активность), но и самке; дело в том, что гонадотропный гормон оказывает «успокоительное» действие на самку, которая обычно в лабораторных условиях пребывает в состоянии беспокойства; после введения гормона самка при приближении самца остается на месте и спаривание становится возможным. По мнению Шапиро, именно это специфическое действие гипофизарного гормона на поведение самки и определяет в норме возможность копуляции.

Спрашивается, чем вызывается половое поведение — действием гипофизарного или собственно половых гормонов? У самцов лягушки-древесницы кастрация подавляет, а инъекция пропионата тестостерона вызывает половое поведение (Гринберг, 1942); это позволяет предположить, что гипофизарные гормоны действуют как посредники, стимулируя половые железы и секрецию половых гормонов.

Аналогичные результаты были получены для американских ящериц из рода *Anolis*, а также для млекопитающих и птиц.

В 1945 году Хейес показал, что в начале весны фертильная способность петухов породы красный родайленд снижается; предотвратить это снижение можно, вводя им гонадотропный гормон. Минник и Уорден (1946) показали, что после инъекций гонадотропного гормона число спариваний у самцов крыс, кастрированных в возрасте 28 мес, возрастает; точно такой же эффект получен у самок. У овец эстральный цикл повторяется через каждые 17 сут в течение 5...6 мес; затем с сентября по март длится анэструс. Коулу и Миллеру (1933) удалось восстановить в этот период эстральный ритм, вводя овцам гонадотропин. Было высказано предположение, что под влиянием этого гормона яичники секретируют эстрогены; и действительно, Хэммонд показал в 1944 году, что инъекция эстрогенов вызывает наступление течки.

Фрайдгуд (1939) показал, что, вводя кошкам в период между течками гипофизарный гормон, можно вызвать у них течку и характерное половое поведение. Видимо, этот гормон действует непосредственно на яичники, поскольку у кастрированных кошек его инъекции не вызывают никаких изменений.

Удаление семенников. Результаты кастрации зависят от вида животного, а также от возраста, в котором она была произведена. Удаление семенников у неполовозрелых животных впоследствии всегда сильно затрудняет нормальное спаривание, но половое поведение в целом у них не исчезает. У рыб, например у *Hemichromis* и *Betta splendens*, половое поведение после кастрации полностью сохраняется, и в соответствующие периоды у них появляется брачный наряд. Удаление семенников у молодых взрослых *насекомых* (но не у личинок) также в общем ничего не меняет в их половом поведении.

У *амфибий* последствия кастрации выражены гораздо сильнее. Половое поведение у кастрированных самцов амфибий совершенно исчезает. То же самое происходит при удалении семенников у самцов ящериц *Anolis* и *Eumeces*. У *птиц* с удаленными семенниками иногда исчезают токовые движения (турухтаны, цесарки). Однако это не является общим правилом. Существуют породы голубей, у которых полностью отсутствует тестикулярная ткань (Риддль, 1924); тем не менее их половое поведение нисколько не нарушено. Эти данные согласуются с тем, что наблюдается при кастрации нормальных голубей. Карпентер показал, что удаление у голубей 85% ткани семенников сопровождалось лишь снижением частоты спариваний. После полного удаления семенников (через несколько месяцев после первой операции) у 65% голубей все еще сохранялось половое поведение.

Даже у млекопитающих удаление семенников до наступления половой зрелости не приводит к полному исчезновению полового поведения. Бич, например, обнаружил, что самцы крыс, кастрированные на 21-й день жизни, в возрасте 110 дней делали попытки

спариваться с самками в эструсе. То же самое ич и Хольц наблюдали у молодых самцов крыс, у которых семенники были удалены непосредственно после рождения. Кастрированные до наступления половой зрелости коты способны делать садки на кошек в эструсе, и у них даже возможна эрекция. Более или менее полная утрата половой активности происходит весьма постепенно; первой, очевидно, исчезает способность к эйякуляции и все сопровождающее ее поведение. Эрекция исчезает значительно позже. Очень наглядно можно продемонстрировать постепенность уменьшения половой активности, пользуясь методом, который разработал Ниссен (1929). В опыте Ниссена самцам крыс, для того чтобы попать к самке в эструсе, нужно перепрыгнуть через сетку, по которой пропущен электрический ток. После кастрации их прыжки становятся все менее и менее энергичными, но происходит это постепенно. Не следует, однако, думать, что за половое поведение ответственны исключительно половые железы и секретируемые ими гормоны. Подавление полового поведения можно вызвать также удалением гипофиза; правда, в этом случае первоначально подавляется активность половых желез. Впрочем, простые наблюдения показывают, что половое поведение контролируется не только гормонами, но и нервной системой. Например, у крыс самец непосредственно после спаривания менее склонен перепрыгивать через решетку (тест Ниссена). Между тем нет оснований считать, что в этом случае уровень половых гормонов в крови понизился; вероятно, все дело здесь в нервном утомлении или временной утрате чувствительности определенными рецепторами.

Интересно отметить один из эффектов кастрации (до наступления половой зрелости), описанный Бичем и Грантом: в присутствии самки молодые кастрированные самцы проявляют очень сильное возбуждение. Самцы крыс скачут, роют землю и вспрыгивают на спины самок. Самцы морских свинок даже в отсутствие самок бывают очень возбуждены. Если же в это время ввести им небольшую дозу тестостерона, то общее возбуждение уменьшается и появляется собственно половое поведение.

К сожалению, у приматов этот вопрос еще мало исследован, и нам известна лишь одна работа, проведенная на шимпанзе Кларком в 1945 году. Кларк показал, что кастрация до наступления половой зрелости может вообще не отразиться на половом поведении шимпанзе.

Тот факт, что половое поведение может сохраняться долгое время после кастрации, позволил предположить, что центральная нервная система, однажды сенсибилизированная андрогенами, очень долго остается в этом состоянии, весьма медленно утрачивая способность реагировать на другой пол. Впоследствии было обнаружено, что некоторые гормоны коры надпочечников обладают активностью мужского полового гормона, так что необходимость

говорить об остаточной чувствительности центральной нервной системы, казалось бы, отпала. Впрочем, некоторые авторы показали, что удаление надпочечников никак не сказывается на половом поведении кастрированных самцов хомяков и собак. К тому же инъекции гормонов коры надпочечников животным с удаленными семенниками ни в коей мере не могут заменить тестостерон.

У мужчин половое влечение лишь в очень малой степени зависит от половых желез. Кастрация, по крайней мере в зрелом возрасте, иногда даже усиливает половое влечение. При кастрации в возрасте от 25 до 50 лет 50% пациентов сохраняют половую потенцию хотя бы частично и притом на протяжении длительного времени (даже через 30 лет после кастрации).

Однако содержание андрогенов в моче у таких кастратов резко снижается, что говорит об относительной независимости полового влечения, потенции и оргазма от этих гормонов. Кастрация *в детском возрасте* приводит к полной утрате полового поведения и либидо.

Гермафродитизм. Следует отметить, что социальные и культурные условия часто довольно сильно влияют на физиологические механизмы. Изучение гермафродитизма наглядно иллюстрирует это положение.

Раньше пол определяли исключительно по характеру половых желез. Клебс (1876) различал *истинный* гермафродитизм, когда у одного индивидуума имеются одновременно мужские и женские половые железы, *мужской псевдогермафродитизм* (имеются только семенники) и *женский псевдогермафродитизм* (имеются только яичники). Но теперь, после того как были разработаны методы хромосомного анализа и пол научились определять по набору хромосом, от этой классификации отказались. В настоящее время принято различать *хромосомный пол* (женский набор хромосом может сочетаться с наличием семенников), *гонадный пол* и *гормональный пол*; последний следует выделить особо, поскольку семенники и яичники не всегда секретируют те гормоны, которые они, казалось бы, должны секретировать, судя по их структуре. Например, при гиперфункции коры надпочечников у женщин яичники перестают функционировать, а надпочечники вырабатывают в это время избыточное количество андрогенов и эстрогенов; но, поскольку андрогены преобладают, это приводит к маскулинизации, т. е. к появлению мужского внешнего облика (борода, низкий голос, атрофия матки и влагалища и т. д.).

Хэмпсон (1961) пришел к выводу, что мужская или женская психология (вкусы, интересы) не носит врожденного характера, как это принято считать; «психологический» пол не определен при рождении и зависит от условий.

Эта относительная независимость полового влечения от функции половых желез привела некоторых авторов к выводу, что меха-

низмы, определяющие пол, существенно различны у человека и у животных, поскольку у животных психические явления имеют значительно меньшее значение, чем действие гормонов. Однако, как справедливо отмечает Бич, многие факты свидетельствуют о значительной роли нервной системы и органов чувств в половом поведении животных. Так, овуляция у самки голубя происходит только в присутствии самца, выполняющего особые предкопуляционные движения; самка крысы во время течки стимулирует в половом отношении даже кастрированного самца; у самок голубей, крыс, львов и низших приматов в присутствии вялых или инертных самцов появляется мужское половое поведение. Наконец, у шимпанзе известны многочисленные случаи мастурбации, гиперсексуальности, «изнасилований» и «проституции».

Удаление яичников. Экспериментов с удалением яичников значительно меньше, чем экспериментов с удалением семенников. В общем эффект этой операции совершенно очевиден: произведенная до или после наступления половой зрелости овариэктомия приводит к полной утрате полового поведения. Именно это наблюдали Нобль и Кумпф (1936) у стерилизованных самок рыб *Hemichromis bimaculatus* и *Betta splendens* (у кастрированных самцов этих видов половое поведение сохранялось полностью и притом длительное время); подобные же результаты были получены при стерилизации самок ящериц. У кур, крыс, мышей и морских свинок с удаленными яичниками не отмечается никаких проявлений полового поведения. Кастрированные самки макак-резусов могут испытывать некоторое половое возбуждение, чего не наблюдается у самок шимпанзе, хотя некоторые из них могут спариваться еще через несколько месяцев после овариэктомии (удаление яичников). Двусторонняя овариэктомия у женщин в подавляющем большинстве случаев не приводит к каким-либо нарушениям половой жизни.

Результаты введения половых гормонов кастрированным особям. У самцов результат инъекции половых гормонов всегда одинаков: у кастрированных самцов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих (в том числе у человека) половое поведение восстанавливается. Бич сообщает, что у самцов крыс, которым вводили тестостеронпропионат, наблюдалось сильнейшее половое перевозбуждение; их привлекали даже такие объекты, которые оставляют совершенно равнодушными нормальных самцов. Кроме того, эти крысы становятся очень агрессивными. В то же время введение в организм тироксина, который резко усиливает общую возбудимость и ускоряет окислительные процессы во всех тканях, не сопровождается половым возбуждением. Удаление гипофиза угашает половую функцию, однако ее можно поддержать у гипофизэктомированных крыс (по крайней мере временно) с помощью инъекций тестостеронпропионата (данные Двоскина, 1942—1943).

У людей введение старикам и кастратам тестостерона восстанавливает половую функцию, однако любопытно, что психическая импотенция, не сопровождающаяся заметным ослаблением функции половых желез, не поддается лечению андрогенами.

Введение эстрогенов стерилизованным самкам приводит к аналогичным результатам: сексуальная активность и готовность к спариванию у них восстанавливаются.

Изменение пола путем пересадки органов или при помощи гормонов. Давно известны эксперименты по пересадке яичников самцам и семенников самкам, что приводит к частичному или полному изменению пола на противоположный. Но у высших позвоночных интерпретация результатов осложняется тем, что трансплантация не всегда удается. Поэтому значительно удобнее использовать гормоны.

Введение женских или мужских половых гормонов вызывает появление соответственно женских или мужских половых признаков и поведения; в то же время половые гормоны, по-видимому, подавляют признаки и поведение, свойственные противоположному полу.

Нобль и Борн (1940) вводили тестостеронпропионат кастрированным и интактным самкам рыбы *Xiphophorus helleri*, после чего у них появлялось поведение, характерное для самцов. Очевидно, это общее правило, поскольку многие исследователи получали тот же результат на других рыбах, в частности на гуппи (*Lebistes reticulatus*) и платипецилиях (*Xiphophorus maculatus*). В этом случае самки начинают преследовать других самок и их поведение ничем не отличается от поведения самцов. В то же время, как сообщает Коэн, нормальные самцы платипецилии начинали преследовать самцов, которым ввели эстроген, пытаясь спариться с ними, как с самками.

Введение тестостерона самкам птиц вызывает у них поведение, свойственное самцу в период размножения. Дамм и Бливасс (1943) добились этим способом такого же результата у кур, а другие исследователи — у самок крыс.

До сих пор мы говорили об экспериментах, в которых введение животным половых гормонов другого пола приводило к ясным и однородным результатам. Но существуют случаи, которые гораздо труднее интерпретировать.

Нормальная двойственность поведения. Прежде всего следует отметить, что в *нормальном* поведении мужского типа можно обнаружить следы женского поведения и наоборот. Случается даже, что поведение половых партнеров полностью совпадает, как это наблюдается, например, у рыбы *Tilapia macrocephala*. Брачный танец самца и самки складывается из одних и тех же движений, и различить партнеров можно лишь по тому, что самка выметывает икру, а самец изливает сперму.

У многих птиц — гагар, голубей, крачек — самки, спариваясь с вялыми самцами или же (у голубей) с децеребрированными самцами, у которых половая активность отсутствует, берут на себя инициативу, проявляя мужское половое поведение. У пингвинов, по сообщению Робертса (1940), первоначально инициативу проявляют оба партнера попеременно и лишь значительно позднее самец будет проявлять только мужское, а самка — только женское поведение. Шумейкер (1939) приводит сведения о самках канареек, которые в начале сезона размножения пытаются вести себя с другими самками как самцы. Буллог (1942) наблюдал то же самое у самок скворцов, которые осенью часто ведут себя подобно самцам (у них появляются, в частности, такие элементы поведения, как специфическое, свойственное самцам пение и защита территории).

Поведение самок лягушек во время спаривания может напоминать поведение самцов. Что касается млекопитающих, то всем хорошо известно, например, что некоторые коровы во время течки вспрыгивают на других коров, как это делают быки. То же самое наблюдалось у самок свиней и шимпанзе, а также у львиц, кошек и крольчих; у самок крыс такие случаи довольно редки. Такое аномальное поведение, вероятно, обусловлено тем, что в организме самки в определенные моменты происходит секреция некоторого количества андрогенов; известно ведь, что андрогены могут образовываться не только в семенниках, но и в яичниках, коре надпочечников и других эндокринных железах, а по сведениям Свита и Хоскинса (1940), в железе самцов и самок сурка содержится не меньше андрогенов, чем в семенниках быка.

Точно так же и самцы могут вести себя как самки. Бич и Стоун показали, что довольно часто у крыс, когда один самец делает садку на другого, тот выгибает спину, принимая позу, характерную для самки во время спаривания; этот же самец в дальнейшем может вести себя с самками совершенно нормально. Сходное поведение наблюдается у молодых самцов макак, когда с ними пытаются спариваться взрослые самцы.

Из всего сказанного можно сделать следующий вывод: особи обоего пола в нормальном состоянии обладают набором элементов полового поведения, свойственных и мужскому и женскому полу. Все дело здесь в некоем равновесии, которое нарушается при введении различных гормонов, сдвигаясь в ту или иную сторону.

Но само действие гормонов тоже бывает двойственным; они могут влиять на поведение не только так, как это характерно для их специфики, но и противоположным образом. Хотя в большинстве случаев действие гормонов вполне специфично, однако оно в большой степени зависит от генетической конституции особи; именно этим и объясняются парадоксальные явления, которые мы рассмотрим ниже.

Общеизвестно, что введение эстрогена самцам ослабляет у них половое влечение. Однако существуют и исключения из этого правила. Так, по сообщению Девиса и Домма (1941), когда каплуну вводили эстроген, он начинал кукарекать и преследовать кур. То же самое Бич наблюдал у самцов крыс, кастрированных до наступления половой зрелости. С другой стороны, как отмечает Бич, бывает и так, что самцы крыс после инъекции большой дозы андрогена ведут себя как самки. Тот же автор обнаружил, что введение тестостеронпропионата самцам крыс, кастрированным до наступления половой зрелости, вызывало у них как мужское поведение, так и поведение, свойственное самке во время течки. Многие авторы сообщают о резком усилении либидо у женщин после имплантации таблеток тестостерона; и тот же тестостерон, напротив, ослабляет половое возбуждение при нимфомании. Хэммонд и Дэй (1944) имплантировали таблетки эстрогена 140 коровам и телкам и обнаружили, что некоторые из них начали вести себя как самцы и стремились покрыть коров в течке. Это поведение было настолько сильно выражено, что таких телок, получавших эстроген, использовали одно время для определения момента наступления течки у коров. Движения при спаривании и толчки, вызываемые действием эстрогенов, оказались настолько мощными, что в 20% случаев приводили к перелому таза.

В некоторых случаях введение гормона может вызвать одновременно элементы мужского и женского поведения, как это наблюдается, например, у самцов ящерицы *Anolis carolinensis*, получавших тестостерон, или у самок той же ящерицы при действии андрогена. По сообщению Домма и Бливасса (1943), куры породы леггорн после инъекции тестостерона начинают кукарекать и пытаются спариться с другими курами, но в то же время в присутствии петуха принимают характерную для самки позу и несут яйца. Аналогичные явления наблюдаются у кастрированных до наступления половой зрелости или неполовозрелых самок крыс, получавших андроген, и даже у самцов крыс после инъекции эстрогена.

Заключительные замечания о действии половых гормонов. Первоначально предполагали, что мужские половые гормоны стимулируют развитие мужских половых признаков и мужского поведения, женские же гормоны — развитие женских половых признаков и женского поведения. Но в настоящее время ученые весьма далеко отошли от этих представлений. По мнению Эйрса (1952), «никакой реальной зависимости между гормоном и типом поведения, который он стимулирует, не существует», а Кинсей (1953) находит неправомерным сам термин «половые гормоны»; для него это просто физиологические факторы, действие которых состоит в повышении общего уровня метаболизма, в том числе половой и нервной активности. Эта концепция очень удобна для объяснения тех случаев,

когда инъекции эстрогена кастрированным самцам стимулируют у них мужское поведение или когда тестостерон вызывает появление элементов женского поведения. Однако такие случаи встречаются все же довольно редко, и, кроме того, следует учесть, что поведение обычно становится аномальным лишь частично. Впрочем Клейн (1952), применив имплантацию таблеток тестостерона под кожу ушной раковины интактным крольчихам, вызывал у них течку, причем соответствующее поведение было выражено даже более определенно, чем после инъекций эстрогена. Врачи со своей стороны сообщают о случаях восстановления либидо у женщин, получавших андрогены; результаты и в этом случае были иногда выражены отчетливее, чем при использовании эстрогенов.

Влияние других гормонов на половое поведение. Здесь многое не особенно ясно. Введение дезоксикортикостеронацетата (ДОКА) кастрированным хомякам не усиливает их половую активность, а удаление надпочечников совершенно не сказывается на способности к размножению. Однако Янг и другие авторы отмечают, что различные стероиды, выделяемые корой надпочечников, могут вызывать признаки течки у самок морских свинок, хотя действуют значительно слабее прогестерона. Различные авторы сообщают о случаях спаривания у крыс, собак, кроликов и других животных даже после удаления гипофиза.

Влияние щитовидной железы на размножение неоднозначно, и результаты экспериментов весьма противоречивы. Должно быть, у разных видов щитовидная железа по-разному влияет на половое поведение. Так, у морской свинки она, по-видимому, не оказывает заметного влияния на размножение. У других видов для нормального протекания полового поведения необходима высокая степень активности этой железы; в таких случаях любые формы гипотиреоза (недостаточной секреторной активности щитовидной железы) затрудняют размножение. И наоборот, существуют виды, у которых размножению способствует снижение активности щитовидной железы.

ОТКЛАДКА ЯИЦ, РОДЫ, РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Гормоны оказывают сильное влияние на эти формы поведения, но их действие в данном случае менее изучено, чем в случае полового поведения.

Рыбы. У рыб *Hemichromis* самка охраняет и вентилирует икринки до тех пор, пока из них не вылупятся мальки. В 1936 году Нобль с сотрудниками показал, что такое же поведение можно вызвать и у преднерестовых самок инъекцией экстракта желтого тела, а также введением самых разных весьма простых веществ, например фенола. Нобль, однако, отметил, что если самка хемихромиса уже метала икру, то родительское поведение у нее акти-

вируется более специфическими воздействиями — главным образом экстрактом желтого тела.

Птицы. Когда горлице вводят прогестерон, а затем сажают в клетку, где находится гнездо с парой яиц, она сразу принимается насиживать, правда лишь в том случае, если ей приходилось *насиживать раньше.* В противном случае насиживание начнет только половина птиц, причем значительно позже, чем горлицы первой группы, другая же половина вообще не станет насиживать. Введение пролактина горлицам, имеющим и не имеющим опыт выращивания птенцов, приводит к аналогичному результату. Первые подходят к птенцам и начинают их кормить (это произойдет в течение часа), слегка ударяя их клювом по голове, а вторые не кормят птенцов, хотя зоб у них развился нормально (Лерман, 1964).

Известно, что проявление материнского инстинкта и развитие зобной железы у голубей регулирует пролактин — гормон, секретируемый передней долей гипофиза; этот же гормон ответствен за насиживание. Пролактин вызывает также материнское поведение у млекопитающих. Своим названием пролактин, или лактогенный гормон, обязан тому, что вызывает лактацию — отделение молока молочными железами; на самом деле, однако, его функции значительно многообразнее.

У некоторых видов птиц самец принимает участие в ухаживании за птенцами. Оказывается, каплуны часто проявляют по отношению к цыплятам материнское поведение. Налбандов (1945) вызывал такое поведение у петухов, вводя им пролактин (обычно петухи не интересуются цыплятами). Если же одновременно с пролактином вводить андроген, то материнское поведение у самцов не разовьется. Следовательно, для того чтобы этот тип поведения стал возможным, нужна определенная степень торможения функции семенников. Таким образом, действие пролактина, вероятно, сводится лишь к снижению содержания андрогена.

Млекопитающие. Известно, что у небеременной крольчихи можно вызвать реакцию выщипывания шерсти на брюхе (для постройки гнезда), если ввести ей гонадотропный гормон. Этот гормон стимулирует секрецию гормонов яичников. У небеременных сук инъекция эстрогена вызывает лактацию, материнские реакции и характерное возбуждение, которое проявляется, когда кто-нибудь приближается к щенкам. Андерсен (1941), однако, показал, что такого рода агрессивность сук во время лактации вызвана, по крайней мере частично, повышенной активностью щитовидной железы.

Одно время полагали, что между лактацией и материнским поведением существует прямая связь. Высказывалось предположение, правда очень давно, что сосание детенышами молока вызывает у матери напряжение соска и возбуждение типа эротического, которое можно рассматривать как источник материнской любви. Так или иначе, но у сук и в самом деле период набухания сосков совпадает со стремлением устраивать гнездо, усыновлять детенышей, безразлично своего или чужого вида, и попытками кормить их молоком. Это поведение сохраняется до тех пор, пока соски остаются набухшими. Существует определенная связь между отношением матери к детенышу и тем, выкармливает она его или нет. Леви (1934) обнаружил, что сука строже относилась к щенкам из своего помета, которых выкармливали соской, чем к тем, которых выкармливала она сама. Однако совершенно очевидно, что между лактацией и материнским поведением не существует тесной связи. Бич (1939) сообщает, что лактирующие крысы могут весьма активно отвергать своих крысят. Хэйн (1942) показал, что инъекция эстрогена крысам сразу же после родов может подавить у них материнский инстинкт, хотя лактация продолжается. «Эстрон,— пишет Хэйн,— враг материнского поведения». В то же время гипофизэктомия подавляет у мышей лактацию, но не затрагивает материнское поведение (данные Леблона и Нельсона, 1937).

По сообщениям других авторов, удаление гипофиза, напротив, в 50% случаев способствует развитию материнского поведения, но этот эффект гипофизэктомии снимается инъекциями гонадотропного гормона, который поддерживает функциональное состояние яичников. Таким образом, возможно, что нормальное материнское поведение зависит от одного гормона, который в определенный период подавляет секрецию половых гормонов и повышает возбудимость сенсо-моторных механизмов, участвующих в материнском поведении.

Селье и Мак-Кеуан (1934) показали, что у кормящих мышей лактацию можно продлить до двух месяцев, если регулярно подкладывать им новорожденных детенышей (обычно лактация продолжается три недели). Гринблатт (1944) считает, что ни разу не рожавшие и даже старые самки мышей могли бы вскармливать детенышей при условии предварительного достаточно интенсивного механического раздражения сосков. Наконец, материнское поведение можно вызвать даже у *самцов крыс*, многократно предъявляя им новорожденных крысят.

СООРУЖЕНИЕ ГНЕЗДА И НАСИЖИВАНИЕ

Сооружение гнезда и состояние половых желез. У птиц овариальные фолликулы сначала увеличиваются очень медленно, затем в течение 4...11 дней, в зависимости от вида, их рост резко ускоряется. Оказалось, что у большинства птиц время сооружения гнезда жестко ограничено несколькими днями овариального цикла. Многие птицы начинают строить гнездо только за 4...6 дней

до откладки первого яйца. Хайнд ежедневно взвешивал строительный материал, который самки канарейки сносили в гнездо. Наибольшее количество материала птицы приносили незадолго до откладки яиц (самый ранний срок наступления пика строительной активности — 7 дней до начала откладки яиц, самый поздний — день откладки, у разных особей по-разному); затем доставка материалов прекратилась полностью. Во всех тех случаях, когда рост половых желез совпадал по времени со строительством гнезда, отмечалась тесная зависимость между этими двумя процессами. Однако сравнительное изучение половых желез самца не проводилось, хотя часто гнезда строят и самка и самец, а иногда даже один самец.

Уже в 1904 году Харпер показал, что если лишить самку возможности строить гнездо, то овуляция у нее может так и не наступить; впоследствии это заключение было подтверждено работами Лока (1933). У самки голубя любые изменения в окрестностях гнезда вызывают задержку овуляции.

Сооружение гнезда и гормоны. Лерман (1958) вызывал у голубей гнездостроительное поведение, вводя им по 0,4 мг диэтилстильбэстрола; известны и другие примеры аналогичного действия диэтилстильбэстрола. Прогестерон даже в сочетании с эстрогенами, по-видимому, не стимулирует строительную активность. Нобль и Вурм (1940) обнаружили, что тестостерон вызывает гнездостроительное поведение у самцов и самок цапли; в этом случае эстрогены опять-таки оказались неактивными; точно так же тестостерон, но не эстрогены вызывает изменение цвета клюва и лап у этих птиц в начале сезона размножения.

Сооружение гнезда и внешние раздражители. У птиц довольно часто строительную активность стимулирует присутствие особи другого пола. Лерман (1958) помещал голубей, уже вырастивших птенцов, в клетку со строительным материалом; в этом случае птицы приступали к строительству гнезда только после ухаживания, которое длилось 1...3 сут. Если же пару голубей держать 2...3 сут в пустой клетке, то они приступят к постройке, как только туда положат материал. Если, наконец, перед тем как посадить птиц в клетку, им вводят эстрогены, то они сразу приступают к строительству, без предварительного ухаживания. Таким образом, можно предположить, что ухаживание каким-то образом стимулирует секрецию эстрогенов. К этому следует добавить, что содержание самки голубя совместно с самцом в продолжение 7 сут приводит к резкому увеличению объема ее яйцевода; для заметного увеличения его веса достаточно всего 2 сут.

Цвет клюва у самки ткачика *Quelea quelea* изменяется, когда под влиянием гипофиза происходит рост яичников, но для изменения цвета самке достаточно просто видеть самца, «ткущего» свое гнездо (Лерман, 1964).

Гипофизарные гормоны и насиживание. Как показал в 1927 году Линхарт, сыворотка насиживающей курицы, введенная другой курице, стимулирует у нее насиживание. Было доказано, что во время насиживания гипофиз усиленно вырабатывает пролактин; содержание пролактина снижается, если воспрепятствовать насиживанию, непрерывно освещая клетку, в которой содержатся куры. Инъекции пролактина вызывают насиживание у кур, но некоторые породы (белые леггорны) нечувствительны к введению пролактина. У голубей введение пролактина вызывает насиживание не во всех случаях, а на канареек и вовсе не действует. Известны случаи, когда после такой инъекции начинают насиживать самцы тех видов, у которых обычно этим занимаются только самки (петухи, впрочем, не насиживают и после инъекции пролактина). Другие гормоны (тиреоидин, фолликулостимулирующий, лютеинизирующий и тиреотропный гормоны) насиживания не вызывают.

Половые гормоны и насиживание. Пролактин, вырабатываемый гипофизом во время насиживания, одновременно оказывает антагонистическое действие на половые гормоны (в период насиживания половое поведение отсутствует). Можно предположить, что половые гормоны не выделяются на стадии насиживания. Действительно, по Чемпи и Коллу, развитие зобной железы у голубей во время насиживания сопровождается значительным уменьшением объема семенников или яичников. Такое уменьшение размеров половых желез на этой стадии является общим правилом. (Петерсен, например, сообщает об аналогичной закономерности у береговых ласточек.)

Инъекция *тестостерона* насиживающим курам резко прерывает насиживание (Коллиас, 1940). Между тем этот гормон даже в больших дозах абсолютно не влияет на насиживание у самцов голубей, а у цапель (у них насиживают яйца и самец и самка), как показали Нобль и Вурм (1940), инъекции тестостерона, наоборот, активируют насиживание. Лерман, повторив эксперименты на голубях, получил неоднозначные результаты. В его опытах голубям, содержавшимся в изоляции, вводили тестостерон, после чего их сажали в клетку с уже готовым гнездом, в котором лежали яйца, и с другим голубем (самцом); в этом случае птицы не начинали насиживания. Когда же голубей вначале содержали парами, возбуждение, вызванное присутствием партнера, приводило к совершенно неожиданным, иногда к противоположным результатам.

Что касается влияния эстрогенов, то после их инъекции куры прекращают насиживание. Лерман (1958) обнаружил, что введение диэтилстильбэстрола молодым голубям, содержащимся в изоляции, заставляет их почти сразу же приступать к насиживанию. Этот результат довольно неожидан, и Лерман пытается объяснить его следующим образом (впрочем, в его объяснении видны явные

натяжки): он считает, что, поскольку этот эстроген вызывает усиленную гнездостроительную активность, он ускоряет и наступление стадии насиживания; если же ввести препарат после того, как насиживание уже началось, то оно может резко прерваться.

Пожалуй, наибольший интерес представляет *прогестерон*, поскольку в норме он действует в конце овуляции, т. е. перед началом насиживания. Между тем инъекции этого гормона не только не вызывают насиживания, но даже прерывают его, если оно уже началось, у кур, канареек, индеек. Однако Риддль и Лар (1944), а затем Лерман (1958), вводя этот гормон голубям, вызывали у них насиживание раньше срока; Лерман заметил, что у таких голубей зобная железа была слабо развита. Из этого он заключил, что прогестерон не вызывает непосредственно секрецию пролактина, а действует опосредованно; он стимулирует насиживание, которое активирует гипофиз, и тот начинает секретировать пролактин. Патель еще раньше, в 1936 году, показал связь насиживания с секрецией пролактина.

Действие внешних раздражителей на секрецию гормонов.

а. В период насиживания. Яйца в гнезде играют особую роль. Они поддерживают и стимулируют насиживание. Когда птице подкладывают неоплодотворенные яйца, она может оставаться на них очень долго, до 75 сут. Непосредственное влияние насиживаемых яиц на функцию гипофиза отметили Саэки и Танабе (1954, 1955); они обнаружили, что содержание пролактина в гипофизе во время насиживания повышается, а к моменту появления птенцов, напротив, резко снижается. Если же заставить птиц продолжать насиживание, подкладывая им неоплодотворенные яйца, то содержание пролактина останется на прежнем уровне. Саэки и Танабе пытались удлинить у кур период насиживания, вводя им пролактин. Некоторые куры после инъекции покидали гнездо, другие же оставались на нем еще долгое время. Оказалось, что у последних содержание пролактина в гипофизе было очень высоким, а у тех, что покинули гнездо,— значительно ниже. Зоб голубя — орган, находящийся под прямым воздействием пролактина,— увеличивается, если насиживание продолжается. Но Патель и Курода (1936, 1956) обнаружили, что зоб насиживающего самца голубя будет увеличиваться лишь в том случае, если он может видеть за стеклянной перегородкой свою супругу; если же перегородка непрозрачна, то размеры зоба уменьшаются. Аналогичные результаты были получены и на самках голубя.

б. После вылупления птенцов. Совершенно особым образом ведут себя некоторые птицы, например куры, в присутствии птенцов: призывно клохчут, собирают цыплят под крыло, подзывают их к корму и т. д. Мы увидим, что эти формы поведения определяются совершенно иными факторами, нежели насиживание. Во всяком случае, это специфическое поведение вызывается у кур и даже у петухов пролактином; насиживание тот же гормон у этих птиц не вызывает. (На петухов пролактин действует слабее, чем на кур.) То же самое наблюдается при введении пролактина голубям, но если у них одновременно анестезировать зоб, то часть из них перестает интересоваться птенцами. При такой обработке голуби сохраняют способность отрыгивать полупереваренные зерна и кормить ими птенцов. Андрогены подавляют материнский инстинкт; Гудейл (1916) сообщал о каплунах, которые вели себя с цыплятами так же, как и куры. С другой стороны, Коллиас (1960) отметил, что после инъекций тестостерона у кур исчезает специфическое кудахтанье и интерес к цыплятам вообще. Так же действует и эстрадиол.

Особенно интересно, что у кур, которым регулярно подкладывают только что вылупившихся цыплят вместо выросших, продлевая таким образом материнское поведение, содержание пролактина в гипофизе понижено; напомним, что содержание пролактина, напротив, бывает повышенным, если продлевать насиживание, подкладывая курам неоплодотворенные яйца. Присутствие птенцов, по-видимому, замедляет наступление следующего полового цикла, поскольку у голубя и различных диких птиц наступление нового полового цикла ускоряется преждевременным отнятием птенцов; таким способом можно даже получить две кладки у тех видов, которые в естественных условиях откладывают яйца только раз в год (Кобаяси, 1953; Армстронг, 1955).

Налбандов предположил, что пролактин вызывает заботу о птенцах в основном в силу своего «антигонадного» действия. Было показано, что стерилизованные куры способны заботиться о птенцах, но при этом секреция пролактина у них не возрастает. Более того, пролактин вызывает у кур насиживание только в том случае, если они прежде снесли яйца, тогда как материнское поведение он стимулирует в любом случае. По Лерману, пролактин может вызвать насиживание, если перед этим половыми гормонами подготовлен соответствующий механизм; для возникновения же материнского поведения достаточно одного антигонадного действия пролактина.

РОДИТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ГОРМОНЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сооружение гнезда. По данным Рихтера и Эккерта (1936), гипофизэктомия способствует увеличению строительной активности; гнездо в этом случае строится более тщательно и «плотно», что способствует лучшему сохранению тепла в гнезде. Но такое поведение можно вызвать только у беременных самок, удаление же гипофиза у небеременных самок никак не отразится на качестве гнезда, которое ничем не будет отличаться от гнезд обычных самок.

Таким образом, можно предположить, что гормоны плаценты оказывают такое же действие на строительную активность, как и гипофизарные гормоны, и целиком восполняют отсутствие гипофиза.

Инъекции пролактина не вызывают гнездостроительной активности (Коллер, 1952). Удаление щитовидной железы усиливает строительную активность у крыс, тогда как введение тиреоидных гормонов подавляет ее. У крольчих получены противоположные результаты: тиреоидэктомированные самки не строят гнезд.

Резкое возрастание строительной активности *во время беременности* определяется, очевидно, функцией половых желез. Инъекции прогестерона как интактным, так и кастрированным самкам, даже если им предварительно не вводили эстроген, вызывают резкое повышение интереса к материалу для постройки гнезда. Напротив, по данным Коллера (1952, 1956), эстрон даже в больших дозах не только не активирует, но даже слегка ослабляет строительную активность. У самцов мышей ни прогестерон, ни эстрон никак не влияют на строительную активность.

Совершенно особым образом реагируют на прогестерон кролики. Клейн (1952, 1956) обнаружил, что хирургическое удаление желтого тела немедленно вызывает у беременных крольчих появление некоторых элементов строительного поведения, в частности выщипывание пуха на брюшке. Таким образом, строительная активность в данном случае вызвана, видимо, прекращением секреции прогестерона, тогда как именно он и стимулирует строительство гнезда у мышей. Фишер (1956) вызывал строительное поведение у крыс, вводя им в гипоталамус очень небольшие дозы тестостерона.

Воздействие внешних факторов. Присутствие детенышей поддерживает или даже усиливает секрецию пролактина, но введение пролактина не оказывает влияния на строительство гнезда. Леблон и Нельсон (1937) показали, что присутствие детенышей всегда стимулирует строительную активность даже у гипофизэктомированных мышей. Таким образом, эта форма поведения регулируется, по-видимому, нервным, а не гуморальным путем.

Стаскивание детенышей в гнездо. Это характерное для многих животных поведение проявляется, когда детеныши расползаются из гнезда или когда экспериментатор специально переносит их в разные углы клетки.

Различные авторы до сих пор не имеют единого мнения относительно гормонального механизма этой формы поведения. Прежде всего следует отметить, что оно отнюдь не ограничивается периодом лактации, следующим непосредственно за родами. Оказалось, что у крыс 20% животных независимо от пола и от фазы полового цикла перетаскивают детенышей. Леблон и Рауэлл (1960) обнаружили, что совсем молодые золотистые хомячки начинают перетаскивать детенышей сразу же, как только это оказывается им по силам. Интенсивность этой реакции возрастает после гипофизэктомии или введения пролактина; это позволяет предположить, что в данном случае пролактин действует как антагонист половых желез. Однако оказалось, что пролактин одинаково действует и на животных с удаленным гипофизом, и на тех, у кого удалены половые железы; это исключает предположение, что в основе его действия лежит лютеинизирующая или антигонадная активность. Следовало бы более тщательно проанализировать воздействие гипофизэктомии и инъекции пролактина; эти два фактора не должны приводить к одним и тем же результатам.

Сравним строительное поведение и стаскивание детенышей в гнездо. Гипофизэктомия и тиреоидэктомия активируют оба типа поведения. Прогестерон и эстрогены подавляют эти две формы поведения во время курса инъекций, но по окончании курса и строительное поведение, и перетаскивание в гнездо становятся более интенсивными, чем до введения. Однако пролактин воздействует на эти две формы поведения по-разному: перетаскивание детенышей он активирует, а на строительство гнезда никак не влияет. Следовательно, можно считать, что физиологический механизм этих форм поведения не идентичен.

Влияние гормонов на животных, не имеющих предшествующего опыта. Как у птиц, так и у млекопитающих некоторые типы реакций не могут быть вызваны одними гормональными воздействиями, если у особи отсутствует соответствующий опыт. В опыте Уилдерта (1946) впервые рожавших крыс содержали в клетках с полом из проволочной сетки с крупными ячейками, сквозь которые новорожденные детеныши проваливались в другое отделение, так что крысы были лишены возможности заботиться о них. Через несколько недель таким крысам ввели эстрон, что вызвало у них развитие молочных желез. Однако лишь очень немногие из этих крыс начинали кормить подкладываемых им детенышей; в этом случае помимо действия гормонов не хватало еще раздражителей, которые обычно исходят от самих детенышей. Лерман (1955) показал, что инъекции пролактина голубям, которым уже приходилось выращивать птенцов, вызывают рост зобной железы и птицы начинают кормить птенцов зобным молочком. Если же голуби не имеют соответствующего опыта, то они не станут кормить птенцов и заставлять их открывать клюв (для этого они слегка ударяют птенцов клювом по голове).

Лерман и Уортис (1960) использовали прогестерон, для того чтобы вызвать насиживание у голубей, которые никогда прежде не насиживали. Неопытные птицы начинали насиживать значительно позже, чем получившие ту же дозу гормона опытные голуби, а иногда и вовсе оставались равнодушными к этому занятию.

Лактация является важной физиологической особенностью млекопитающих и достаточно хорошо изучена. Обычно детенышу достаточно пососать мать несколько секунд, чтобы началось обильное отделение молока. Молочная железа реагирует на сосание специфической реакцией. Гейнс (1915) показал, что щенки не могли высосать молока, если их мать находилась под наркозом. Можно доказать, что в ответ на сосание или просто механическое раздражение давление в молочной железе резко возрастает.

Физиологический механизм лактации именно таков, как предположили первоначально Эли и Петерсен (1941). Денервация половины вымени у коровы не приостанавливает лактацию. В то же время введение окситоцина (гормон задней доли гипофиза) вызывает отделение молока даже у коров, не кормящих телят. Таким образом, сосание стимулирует выделение гипофизом окситоцина, который вызывает повышение давления в молочной железе и отделение молока.

Впрочем, отделение молока можно вызвать прямым раздражением передней доли гипоталамуса, тракта, ведущего от супраоптических ядер к гипофизу, или ствола гипофиза. Бенсон и Кауи (1956) подавляли лактацию, удаляя заднюю долю гипофиза. Изящный эксперимент был поставлен Питерсоном и Людвиком (1942). Они производили перфузию изолированного вымени кровью другой коровы, кормившей в это время теленка, что вызывало отделение молока. Когда же для перфузии использовали кровь некормящей коровы, молоко не отделялось. Хаукер и Робертс (1958) измеряли содержание окситоцина в крови из яремной вены кобыл и коров до, во время и после дойки. У коров содержание этого гормона возрастало уже за несколько минут до опыта, что, несомненно, являлось реакцией на приготовления к дойке. Поскольку раздражение волокон, иннервирующих сосок, не вызывает лактации, можно думать, что она происходит в результате непосредственного воздействия окситоцина; в частности, показано, что инъекция даже очень малой дозы этого гормона в молочную железу вызывает отделение молока.

Прекращение лактации в результате эмоционального воздействия. Если сильно напугать корову, кормящую теленка, то это может привести к прекращению лактации. То же самое происходит у крольчих и вообще у всех млекопитающих. Брауде и Митчел (1952) приостанавливали отделение молока введением адреналина — гормона, который выделяется под влиянием эмоций. Вероятно, этот гормон подавляет лактацию за счет своего сосудосуживающего действия, ослабляя кровоток через молочную железу (сокращение миоэпителиальных клеток железы при местном введении он не вызывает), однако не исключено, что адреналин действует на сам гипофиз.

Начало лактации совершенно не зависит от раздражения сосков. Клейн и Мейер (1951) убедились в этом, перевязывая рога матки у беременных крыс и препятствуя таким образом наступлению родов. Между тем лактация началась без какого-либо заметного раздражения сосков именно в тот момент, когда она и должна была начаться. С другой стороны, если подложить беременным крысам сосущих крысят, то это не приведет к отделению молока. Момент *начала* секреции, вероятно, определяется действием пролактина. Но коль скоро лактация уже началась, наблюдается совсем иная картина. Петерсен приводит широко известный факт, что коровы, если их доить регулярно, могут давать молоко и до отела. У крыс лактацию можно продлить на несколько месяцев, если все время подкладывать им новорожденных крысят взамен подросших, а Риддль (1941) показал, что вскармливание стимулирует усиленное выделение пролактина гипофизом и угнетение секреции гонадотропного гормона у самок.

Таким образом, стимуляция, связанная с самим актом сосания, активирует гипофиз, побуждая его секретировать гормоны, стимулирующие лактацию; поэтому если не подкладывать самке детенышей, то отделение молока быстро уменьшается и вскоре совсем прекращается. Но лактацию можно продлить, смазав какой-нибудь из сосков едкой жидкостью, например скипидаром. Если же денервировать некоторые соски, то раздражение их скипидаром не даст результата. В то же время раздражение соседних, интактных сосков вновь приведет к отделению молока даже из денервированных сосков (Лерман, 1964).

Итак, акт сосания следует рассматривать как общий, а не локальный раздражитель. Перерезка спинальных нервов у крыс на уровне между передними и задними сосками лишает последние чувствительности к сосанию; передние соски сохраняют чувствительность. Если вслед за этой операцией подложить детенышей только к задним соскам, не допуская их к передним, то они погибнут от голода. Если же позволить им сосать только передние соски, то молоко начнет выделяться из всех сосков.

Приведенные факты дают, однако, упрощенное — с точки зрения эндокринологии — представление о поведении животного во время лактации. На самом деле картина значительно сложнее, но тут уже пришлось бы говорить о физиологических вопросах, весьма отдаленно связанных с поведением.

Ясно, что переполнение грудной железы молоком служит для матери эффективным стимулом, побуждающим ее избавиться от его избытка. Но и в этом случае картина не так проста. Коллип, Селье и Томпсон (1933) хирургическим путем удаляли гипофиз у кормящих крыс; в результате размеры молочных желез уменьшались, но материнское поведение сохранялось и мать по-прежнему позволяла детенышам сосать себя.

АГРЕССИВНОСТЬ, ДОМИНИРОВАНИЕ И ГОРМОНЫ

Хорошо известно, что кастрация резко понижает агрессивность животного. Но если самцы мышей, кастрированные до наступления половой зрелости, превращаются в неагрессивных животных, которые лишь изредка вступают в драки, то кастрация взрослых самцов не уменьшает агрессивности. Это очень интересно, особенно если вспомнить, как влияет кастрация взрослых животных на их половое поведение.

Кастрация снижает агрессивность у индюков, однако голуби с полностью удаленными семенниками или с удаленным гипофизом могут оставаться крайне агрессивными. Кастрированные самцы ящериц *Anolis* по-прежнему дерутся друг с другом, так же как и кастрированные самки. Правда, как показали позднее Нобль и Гринберг (1944), самцы и самки *Anolis* дерутся круглый год, и гормональные воздействия в данном случае не так уж важны.

Введение *андрогенов* сильно влияет на агрессивность у селезней, ящериц *Sceloporus* и у кур; эти последние после инъекции андрогена становятся крайне агрессивными, нападая даже на чучело курицы.

Введение ящерицам *Anolis* гонадотропного гормона или экстракта гипофиза барана вызывает одновременно развитие семенников и рост агрессивности. Однако, поскольку кастрация не уменьшает агрессивности самцов *Anolis*, усиление агрессивности после введения экстракта гипофиза объясняется, по-видимому, не развитием семенников, а какой-то иной причиной.

Самки млекопитающих, например крыс, также становятся агрессивными после введения андрогенов.

Введение андрогенов повышает агрессивность у евнухов, а также у людей с крипторхизмом.

Влияние *эстрогенов* на агрессивность проследить труднее. Известно, что самки многих млекопитающих, например морских свинок, терпимо относятся к самцам в период максимального развития фолликула и очень агрессивны все остальное время. Кисляк и Бич (1955) экспериментально изучали это поведение на интактных и кастрированных самках морских свинок, крыс, опоссумов и хомяков. Самки хомяков остаются агрессивными и после кастрации, хотя, может быть, их агрессивность несколько меньше, чем у интактных самок в анэструсе. Инъекции эстрогенов вызывают некоторое увеличение агрессивности. Введение прогестерона не оказывает никакого влияния, но если его ввести сразу же вслед за инъекцией эстрогена, то *агрессивность совершенно исчезает*. Однако в других случаях результаты далеко не столь отчетливы. Инъекции эстрогенов курам не приводят к определенным результатам (Гул, 1958); так же обстоит дело с резусами

(Мирский, 1955). Кларк и Берч (1945) утверждают, что эстрогены повышают агрессивность у самок шимпанзе и способствуют доминированию.

Иерархия может сильно измениться, если животным вводить тестостерон. Куры, которым имплантировали таблетки тестостерона, почти сразу же становились доминирующими. Заметное воздействие на иерархические взаимоотношения оказывают не только половые железы, но и *щитовидная* железа. В то же время инъекции адреналина и даже тироксина не влияют на доминирование.

Введение самкам шимпанзе эстрогенов, по данным Кларка и Бича, вызывает у них поведение, свойственное доминирующим животным. У кастрированных самок ранг может повыситься после введения им тестостерона. В отличие от эстрогенов этот гормон не вызывает набухания слизистой половых путей, но доминирование, вызванное тестостероном, очень устойчиво и длится несколько недель.

Однако известны любопытные исключения. Эмлен и Лоренц (1942) показали, что после инъекции мужского полового гормона некоторые птицы становятся очень драчливыми и тем не менее их иерархический ранг не повышается. Уильямс и Мак-Гиббон (1956) получили такие же результаты на курах. Но в этих двух случаях во время опыта структура группы не нарушалась; экспериментаторы после инъекции возвращали птицу в прежнюю группу. Во всех других случаях брали двух животных из разных групп и помещали их вместе до и после введения гормонального препарата одному из них. Результаты, полученные в экспериментах такого рода, позволяют предположить, что «психологические» факторы могут, по-видимому, противостоять влиянию гормонов. Интересно отметить, что после прекращения действия гормонального препарата животные возвращаются к своему первоначальному иерархическому рангу. Однако Олли, Коллиас и Лютерман (1936) утверждают, что новые иерархические отношения, возникшие у кур под воздействием инъекций соответствующих гормонов, сохраняются еще долгое время после прекращения инъекций. Эти факты можно объяснить различной у разных видов «социальной инерцией».

О влиянии гормонов на поведение, связанное *с защитой территории*, нам известно еще меньше. Известно, например, что у ящериц *Anolis* интактные самцы свирепо сражаются, защищая территорию. Точно так же ведут себя овариэктомированные самки. Между тем интактные самки дерутся лишь изредка; очевидно, в этом случае эстрогены подавляют драчливость (Эванс, 1936). Впрочем, Гринберг и Нобль (1944) утверждают, что и нормальные самки *Anolis* также активно защищают свою территорию.

Активно защищают свою территорию в период размножения самцы чаек *Larus argentatus*; по данным Босса, неполовозрелые

самцы чаек, которым обычно не свойственно стремление защищать территорию, проявляют его в полной мере после инъекций андрогенов. Аналогичные результаты получены Ноблем и Уормом (1940) при введении квакве *Nycticorax nycticorax hoactli* тестостеронпропионата.

ГОРМОНЫ, УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ И ОБУЧЕНИЕ

Имеющиеся на этот счет данные не вполне ясны и в основном получены довольно давно. Во многих случаях гормоны, например тироксин, не оказывают прямого воздействия на обучение и выработку условных рефлексов. Часто отмечаемое влияние тироксина на обучение объясняется, несомненно, повышением интенсивности обмена под действием этого гормона. Впрочем, взгляды на вопрос о влиянии щитовидной железы на обучение весьма противоречивы: одни утверждают, что тироксин способствует обучению, другие же считают, что он затрудняет его.

Введение гормона паращитовидных желез (паратгормона) подавляет у собак условнорефлекторное слюноотделение, но это, вероятно, вызвано резким увеличением содержания кальция в крови как специфическим следствием введения этого гормона. Фактически тот же самый результат может быть получен введением кальция. Кальций не только понижает возбудимость, но и усиливает нормальные тормозные процессы в коре мозга.

По сообщению Андерсона (1941), удаление надпочечников приводит к значительному подавлению условных рефлексов у собак, а инъекции гормонов надпочечников — лишь частичное и временное их восстановление. В то же время введение адреналина интактной собаке сначала возбуждает, а потом тормозит двигательные и слюноотделительные условные рефлексы. При многократном введении гормона действие его с каждой инъекцией становится все слабее.

Влияние половых гормонов на условные рефлексы изучено лучше. По данным Андерсона (1941), у собак, кастрированных до наступления половой зрелости, можно впоследствии выработать условный рефлекс слюноотделения, но он будет слабее, чем у нормальных животных. У взрослых собак кастрация не подавляет полностью этого рефлекса, но ослабляет его.

Последователи Павлова предложили свое толкование результатам целого ряда экспериментов по влиянию гормонов на условные рефлексы. Петрова (1936) считает, что кастрация в большей или меньшей степени ослабляет собак, но при этом многое будет зависеть от влияния другого фактора, а именно «силы» нервной системы. У собак с нервной системой «тормозного» типа кастрация

вызывает временное возбуждение корковых процессов, что облегчает выработку условных рефлексов. На молодых собак с «сильным», «возбудимым» типом нервной системы кастрация оказывает обратное действие. Фактически Павлов считал, что половые гормоны стимулируют мозг в зависимости от типа нервной системы. «Слабая» нервная система лучше функционирует, когда подавлено возбуждающее влияние половых желез. С другой стороны, экспериментальный невроз чаще возникает у кастрированных собак.

По сведениям Андерсона (1941), рефлекс слюноотделения у суки выражен сильнее во время течки. Обычно при звуках метронома у суки вовсе не выделяется слюна, но с наступлением течки наблюдается интенсивное слюноотделение. Удаление гипофиза приводит к угашению этого условного рефлекса, а инъекции гипофизарного гормона в большей или меньшей степени восстанавливают его.

Перейдем от условных рефлексов к более сложным формам обучения. На *обучении в лабиринте*, по мнению ряда авторов, удаление щитовидной железы сказывается неблагоприятно, другие же считают, что эта операция не оказывает никакого влияния. Фактически тиреоидэктомия настолько серьезно отражается на состоянии животного в целом, что было бы опрометчиво делать какие-либо окончательные выводы о ее влиянии на приобретение навыков. Некоторые авторы считают, что скармливание животным щитовидной железы или введение ее экстракта способствует обучению нормальных животных. У человека при кретинизме, связанном с гипотиреозом (микседема), инъекции тироксина, несомненно, оказывают благоприятное действие; при этом отмечается повышение умственной деятельности (Гринберг, 1944). Однако при микседеме общее состояние организма и обмен веществ нарушены столь сильно, что утверждать что-либо определенное в данном случае было бы рискованно.

О влиянии надпочечников, гипофиза и тимуса на обучение не известно ничего определенного. Однако влияние половых гормонов на обучение в лабиринте исследовали многие авторы. Каммннс (1932), основательно изучивший результаты кастрации у крыс, обнаружил, что половые гормоны не оказывают на сложные формы обучения, например обучение в лабиринте, никакого воздействия.

ГОРМОНЫ И ОБЩАЯ АКТИВНОСТЬ

По этому вопросу мы опять-таки располагаем лишь далеко не современными и довольно противоречивыми сведениями.

Щитовидная железа, регулирующая обмен веществ, должна влиять на общую активность организма (по крайней мере так считают многие авторы). В самом деле, Эванс (1940), скармливая молодым черепахам высушенную щитовидную железу, отмечал значительное повышение общей активности. Залески показал, что

циклические колебания секреторной активности щитовидной железы у *Citellus tridecemlineatus* совпадают с ритмом изменения их общей активности. Однако удаление щитовидной железы, а также введение вытяжки из нее не оказывают влияния на активность млекопитающих или, быть может, слегка угнетают ее. Таким образом, по крайней мере у млекопитающих общая активность не связана непосредственно с обменом веществ.

Более однозначные результаты получены при исследовании зависимости активности организма от функции надпочечников. Согласно данным Рихтера (1927—1930), после хирургического удаления надпочечников активность падает в ряде случаев на 90%. Это вызывается, вероятно, мышечной слабостью, обусловленной отсутствием стероидных гормонов коры надпочечников. Инъекции адреналина вызывают некоторое возбуждение у собак.

Половые железы должны, несомненно, влиять на общую активность; во всяком случае, у многих животных с наступлением половой зрелости наблюдается значительное изменение активности. Если ящерицам зимой ввести гонадотропный гормон, то их общая активность и быстрота движений возрастают; этот гормон, очевидно, активирует половые железы. В свою очередь Эванс (1940) обнаружил возрастание активности после инъекций андрогена молодым черепахам.

У млекопитающих кастрация вызывает снижение общей активности, но при этом наблюдаются значительные индивидуальные различия. Более того, показано, что уровень активности не связан непосредственно с содержанием андрогенов в крови.

Яичники оказывают огромное влияние на активность у млекопитающих. Самки в период размножения очень активны, что можно продемонстрировать на домашнем скоте с помощью простого шагомера. У самок крыс и морских свинок в лабораторных условиях во время течки резко повышается двигательная активность; то же самое происходит с самками золотистых хомячков. Четырехдневный ритм активности у самок крыс фактически совпадает с эстральным циклом. По данным Рихтера (1925), удаление яичников на 60—65% снижает уровень активности. Результаты эргографии у крыс с удаленными яичниками свидетельствуют об ослаблении мышечной силы на 85%; следовательно, в этом случае можно говорить о непосредственном влиянии операции на мускулатуру. Имплантация таблеток эстрона восстанавливает циклы активности, хотя уровень гормона в крови остается, очевидно, постоянным. Некоторые авторы сообщают об интересном парадоксальном факте: имплантация кастрированному самцу таблеток эстрогена повышает его активность, а иногда вызывает четырехдневный ритм. Фаррис, изучая в 1941 году двигательную активность (ходьба) у 15 женщин, обнаружил отчетливую корреляцию между максимумом этой активности, наступающим на 29-й день, и менструальным циклом; имеется также несколько пиков активности во время менструации.

Гипофиз также регулирует активность, как, впрочем, и множество других функций организма. Его удаление снижает активность и резко повышает утомляемость. Восстановить активность инъекциями гипофизарных гормонов нелегко из-за того, что прямое или косвенное влияние на мышечную активность оказывают многие из этих гормонов.

ГОРМОНЫ И РАЗВИТИЕ

У многих видов самец и самка обладают четко выраженными и резко различающимися вторичными половыми признаками, зависящими от половых гормонов. Например, Берковиц (1941) добился появления брачного наряда у неполовозрелых гуппи (*Lebistes reticulatus*), вводя им андрогены, тогда как, например, тироксин не вызывал такого эффекта. Позже Галльен обнаружил, что «брачные мозоли» на лапах у самцов лягушек образуются в любом возрасте через несколько дней после введения тестостерона, хотя нормально это происходит не раньше третьего-четвертого года жизни. Широко известно, что инъекцией андрогенов можно вызвать преждевременный рост гребня у цыплят. У птенцов чаек *Larus argentatus* можно таким образом добиться появления самцового оперения, окраски и изменения голоса, но после прекращения инъекций птенец вскоре опять принимает нормальный вид. Гонадотропные гормоны не дают такого эффекта, а это доказывает, что, в то время как еще не созревшие половые железы не способны вырабатывать гормоны, вторичные половые признаки уже готовы на них реагировать.

Босс и Уитчи (1941) поставили интересный эксперимент: они вводили гормоны (тестостерон) в яйца еще до вылупления птенцов. Хотя птицы того вида, с которым работали авторы, обычно достигают половой зрелости в конце третьего года жизни, эти птенцы уже на 20...90-й день имели оперение и голос взрослых самцов. В то же время обработка эстрогенами не вызывала подобных изменений. У кваквы *Nycticorax nycticorax hoactli* инъекция тестостерона вызывает появление характерных половых признаков (специфическую окраску клюва и ротовой полости, изменение оперения и новообразование сосудов в лапах) не только у самцов, но и у самок. И в этом случае также эстрогены не дают аналогичного эффекта.

Набухание гениталий у самок шимпанзе во время эструса можно рассматривать как вторичный половой признак. В норме это изменение появляется только с наступлением половой зрелости, но Элбер (1938) вызвал его у самок, не достигших еще трехлетнего возраста, вводя им эстроген. Между тем у шимпанзе

половое созревание наступает довольно поздно. Введение детям гонадотропных гормонов также может способствовать преждевременному развитию вторичных половых признаков (Гордон и Филдс, 1942).

Не только вторичные половые признаки, но и поведение чувствительны к гормонам на ранних стадиях развития. Превосходно продемонстрировал это Коллрос (1941—1942) на примере мигательного рефлекса у головастиков. Этот рефлекс возникает довольно поздно, всего лишь на четыре дня опережая появление конечностей. В мигательном рефлексе участвуют тройничный и отводящий нервы и особенно соответствующий центр. Коллрос показал, что местное введение тироксина в четвертый желудочек, где находится центр этого рефлекса, способствует более раннему его появлению. Реакция эта настолько специфична, что односторонняя имплантация головастику кусочков агара, пропитанных тироксином, приводит к своеобразной асимметрии — мигательный рефлекс появляется раньше с той стороны, где находится имплантат. Однако эти результаты могут быть получены только на достаточно взрослых головастиках. Коллрос, исходя из этого, заключил, что у таких головастиков дуга данного рефлекса уже вполне сформировалась и недостает только гормональной активации, тогда как у головастиков более раннего возраста ее формирование еще не завершилось.

Рефлекс поднятия задней лапы при мочеиспускании у собак детально изучен Бергом (1944). Он характерен только для самцов; самки при мочеиспускании приседают. Самцы не поднимают лапу до 19-й недели жизни, но если им ввести андроген, начинают поднимать ее уже на 8-й неделе. Если же в раннем возрасте произвести кастрацию, то этот рефлекс вообще отсутствует. При введении кастрированным кобелям андрогена у них очень быстро появляется мужская поза при мочеиспускании, которая, однако, исчезает после прекращения инъекций. Берг считает, что нервный механизм описываемой реакции полностью формируется вскоре после рождения животного, но для того, чтобы начать функционировать, он должен активироваться гормоном.

И наконец, последний пример действия гормонов в процессе становления поведения — из работы Чедвика и его коллег, изучавших миграции тритона *Triturus viridescens*. На третьем или четвертом году жизни тритоны отправляются в воду, чтобы приступить к размножению. Если же годовалому тритону имплантировать препарат гормона, выделенного из гипофиза другого тритона того же возраста (что, очевидно, приведет к появлению в организме дополнительного количества гормонов), то он отправится к воде уже через 6 дней после имплантации; те же результаты дает имплантация гипофиза жаб, змей или кур, а также введение пролактина млекопитающих. В то же время введение половых

гормонов не дает эффекта. К сказанному следует добавить, что все эти воздействия вызывают линьку и появление морфологических особенностей, соответствующих жизни в водных условиях; однако эти изменения происходят вследствие ранней активации щитовидной железы.

Неполовозрелые самки, по-видимому, редко проявляют признаки полового поведения, свойственного взрослым самкам; исключение в этом смысле составляют самки приматов. Молодые самки макак, едва достигнув шестимесячного возраста, уже участвуют в различных играх, имеющих часто сексуальную окраску, и принимают позу подставления (Хайнс, 1942).

Но это достаточно редкие случаи. Например, молодые самки крыс во время первой течки не проявляют никаких признаков полового поведения. Более того, самки диких грызунов во время первой течки вообще не спариваются с самцами и подпускают к себе самцов только с наступлением следующей течки. Появление нормального полового поведения можно ускорить инъекциями половых и гипофизарных гормонов. Обычно их введение дает ожидаемый результат, но, как мы уже видели, отнюдь не всегда. Например, молодые самки чаек *Larus argentatus* не реагируют на инъекции эстрогенов.

После инъекций экстракта гипофиза молодые самки мышей могут спариваться на 15-й, а самки крыс — на 22-й день жизни. Между тем первая течка наступает у них только на 35-й день. Хотя у самок обезьян половое созревание и без того наступает достаточно рано, появление половых реакций у них можно ускорить введением эстрогенов.

РАЗЛИЧИЯ В ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ГОРМОНАМ

Специфичность гормонов. В ряде случаев, как мы видели, нормальное половое поведение у многих видов можно вызвать инъекцией экстрактов или имплантацией соответствующих желез, взятых от других достаточно близких видов. Но такой результат удается получить далеко не всегда. Мур (1942) отметил, что определенный орган у одних видов будет реагировать на действие андрогенов и эстрогенов, а у других — нет; кроме того, минимальная концентрация гормона, вызывающая специфическое действие, у разных видов может быть совершенно различной.

Более того, *различные расы* одного и того же вида часто по-разному реагируют на одни и те же гормоны. По данным Сегалова и Даннинга (1945), у крыс разных линий специфические реакции со стороны гипофиза и надпочечников вызываются разными дозами эстрогена.

Различия, связанные с полом. Было замечено, что при имплантации мужских половых желез самкам или, наоборот, женских

половых желез самцам изменение пола не бывает полным. После инъекций тестостерона нескольким курам породы белый леггорн мужское поведение проявлялось у них лишь частично, даже у особей с удаленными яичниками. Тот факт, что добиться у кур *частичного* изменения пола удается весьма легко, свидетельствует, по-видимому, о существовании у них нервно-мышечного механизма, который ответствен за мужское поведение; естественно, что реактивность этого механизма усиливается под воздействием андрогенов как у самцов, так и у самок, но у самок он менее восприимчив к андрогенам и полностью активировать его невозможно. Доказано, что для появления женского полового поведения кастрированному самцу требуется ввести значительно большую дозу эстрогена, чем кастрированной самке.

Наиболее поразительны случаи, когда введение эстрогена вызывает у самца активацию мужского поведения; например, каплуны после инъекции эстрогена спариваются с курами, хотя никаких признаков поведения, обычно предшествующего спариванию, при этом не заметно, да и все половое поведение выражено значительно слабее, чем после инъекций андрогена. Такая же реакция наблюдается в опытах с кастрированными самцами крыс. И наоборот, андрогены могут стимулировать женское поведение у самок с удаленными яичниками; но в этом случае половое поведение также значительно менее интенсивно, чем после инъекций эстрогена.

Итак, можно, вероятно, предположить, что нервно-мышечные механизмы полового поведения, соответствующие обоим полам, имеются у особей каждого пола. У самцов механизм женского поведения отличается низкой чувствительностью к гормональным воздействиям, тогда как механизм мужского поведения высоковозбудим; для самок же характерна обратная закономерность. И у самок, и у самцов «мужской механизм» активируется андрогенами. В свою очередь «женский механизм» у обоих полов активируется эстрогенами.

Возрастные различия. Как отметил Мур (1942), одно и то же животное может по-разному реагировать на один и тот же гормон в зависимости от возраста. Если, например, отрезать у взрослой самки платипецилии (*Xiphophorus*) анальный плавник, то он регенерирует и вновь принимает характерную для самок форму. Но если сразу же после операции ввести самке тестостерон, то плавник регенерирует в форме, характерной для самцов (гоноподий). Если, напротив, сделать инъекцию спустя 26 дней после операции, то гоноподий образуется с трудом. Точно так же, по данным Мура, у молодых самок опоссума, еще находящихся в сумке матери, при введении им андрогена на 30-й день жизни образуется простата. Но позднее инъекция не вызовет такого эффекта. Следовательно, потенциальная возможность образования

простаты у самки имеется, но осуществиться она может только в ограниченный отрезок времени.

Различия, связанные с соматическими циклами. Казалось бы, трудно представить себе, что существуют, скажем, у мышей какие-то циклические изменения активности, которые не зависят от эстрального цикла. Однако именно такое предположение возникает при анализе результатов экспериментов, проведенных Янгом и Фишем (1942), которые исследовали общую активность у крыс с удаленными яичниками. Ежедневные инъекции эстрогенов вызывали у самок появление ритма активности с пиком на каждые 4-е или 5-е сутки. Такое же действие оказывала имплантация таблеток эстрона. Таким образом, характерное для нормальных самок циклическое изменение общей активности может сохраняться и при постоянном уровне гормона в организме. Действие гормонов, весьма возможно, состоит в том, что они стимулируют процессы, связанные с функцией каких-нибудь других систем организма. Если достоверны результаты Бурна и Цукермана, то даже гипофизэктомия совместно с удалением яичников не подавляет ритм, тогда как удаление надпочечников, напротив, сильно изменяет его.

Может, впрочем, оказаться, что течка реагирует на воздействие гормонов не сразу. Булл (1936) ежедневно вводил кастрированным самкам макак-резусов эстрогены, и цикличность их полового поведения не изменилась.

Сезонные различия. Половая активность у земноводных, в частности у лягушек *Rana pipiens* и *Rana palustris*, летом почти полностью отсутствует. Инъекция гипофизарных гормонов стимулирует у самцов призывное кваканье и половой акт, но только осенью, зимой и в начале весны. Однако экстракт гипофиза этих лягушек, полученный летом, при введении другим животным может вызвать у них половые реакции. Следовательно, гипофизарные гормоны в это время активны, и объяснить описанное явление можно единственно тем, что половые железы лягушек летом почти совершенно нечувствительны к гонадотропным гормонам. Напротив, у шпорцевой лягушки, *Xenopus loevis*, половое поведение можно вызвать инъекцией гонадотропных гормонов в любое время; впрочем, следует отметить, что в этом случае эффективно действующие дозы гормона в сезон размножения значительно ниже, чем в другое время. Периоды невосприимчивости к действию гормонов, зависящие от времени года, встречаются также у птиц и млекопитающих.

Привыкание к гормонам. Фармакологи прекрасно знают, что после повторных воздействий какого-либо препарата организм перестает на него реагировать.

Если, например, постоянно вводить морским свинкам одну и ту же дозу снотворного, то с каждым разом они будут просыпаться все раньше и раньше.

Гамильтон и Голден (1939) имплантировали цыплятам мужского и женского пола таблетки андрогена. Через некоторое время у них вырастал гребень и появлялось характерное кукареканье. Однако через 1...9 нед после имплантации все эти изменения исчезали, хотя в месте имплантации оставалось еще довольно много гормона.

В экспериментах Янга и Фиша (1942), о которых говорилось выше, у крыс с удаленными яичниками при ежедневных инъекциях эстрогенов наблюдалась циклическая активность, которая, однако, со временем постепенно ослабевала.

Стоун (1939) обратил внимание на то, что введением андрогена можно полностью восстановить половое поведение кастрированного самца крысы, но если прекратить инъекции (после чего половая активность начнет ослабевать), а затем снова возобновить их, то второй курс даст лишь весьма посредственные результаты. Наконец, было показано, что вслед за стимуляцией гипофиза и половых желез у птиц, вызываемой продолжительным искусственным освещением, наступает период пониженной чувствительности, во время которого реакция на свет очень незначительна.

Введение половых гормонов животным в очень молодом возрасте часто оказывает влияние на их последующую реакцию (в половозрелом состоянии) на эти гормоны. Домм (1939) показал, что петухи породы леггорн, которым еще в яйце вводили половые гормоны, нормально кукарекают, но проявляют очень слабую половую активность. Хайстенд и Салкен вводили тестостерон цыплятам, что приводило к ускорению роста гребня и повышению иерархического положения. Затем инъекции прекратили, и спустя два месяца гребень стал расти у них медленнее, чем у нормальных цыплят, а ранг понизился по сравнению с контролем. Такие же результаты были получены на самцах крыс. В настоящее время эти факты объясняют почти полной потерей чувствительности тканей к гормону.

У самок крыс, которым Уилсон (1943) вводил эстрогены в первые же дни после рождения, во взрослом состоянии эстральный цикл и половое поведение отсутствовали, причем даже сильные дозы эстрогенов не давали эффекта. Отсутствие эффекта в данном случае нельзя объяснить изменениями в яичниках, поскольку стерилизованные сразу после рождения самки крыс также оказывались впоследствии нечувствительными к эстрогенам.

Если, однако, молодым самкам в очень раннем возрасте ввести уже не эстрогены, а андрогены, то способность реагировать на эстрогены полностью утрачивается. Становясь взрослыми, такие животные не проявляют никаких признаков половой активности. Но этот эффект возможен лишь в том случае, если курс инъекций начать примерно на 10-й день жизни животного. Если же начать

его на 15-й день или позже, то половое поведение исчезнет не полностью. Таким образом, в развитии крыс, несомненно, имеется чувствительный период. Риддль (1941) отметил, что инъекции тестостерона самкам в раннем возрасте вызывают в их гипофизе изменения, которые придают ему сходство с гипофизом самца. Следовательно, действие гормонов в раннем возрасте не ограничивается изменением реактивности тканей; они оказывают также влияние на сами эндокринные железы.

К сказанному следует добавить, что способ введения гормона и доза имеют большое значение. Например, разовое введение 10 мг гормона может оказаться очень действенным, причем эффект может оказаться совсем иным, нежели после ежедневных инъекций 1 мг в течение 10 дней.

Гормональные пороги реакций: Проявления полового поведения многообразны, и не все они одновременно и одинаково изменяются под влиянием одних и тех же гормонов или при одних и тех же концентрациях гормонов. Например, у грызунов течка выражается в изменении слизистой влагалища, увеличении общей активности, усилении привлекательности самок для самцов, в появлении реакции на приближение самцов и готовности к спариванию. Некоторые из этих реакций стимулируются одним и тем же гормоном, *но в разной концентрации*. Легче всего вызвать изменение слизистой влагалища — для этого требуется довольно небольшая концентрация гормона; готовность же к спариванию стимулируется гормоном в более высокой концентрации.

Буллог (1942) показал, что андрогены стимулируют у скворцов мужское половое поведение, но ухаживание, спаривание и сооружение гнезда стимулируются при высокой их концентрации, а изменение расцветки оперения и брачное пение они вызывают в сравнительно небольшой концентрации.

Несомненно, у млекопитающих в начале периода половой активности содержание гормонов ниже максимума. Именно этим можно объяснить незавершенность некоторых форм полового поведения в начале периода размножения. Самец барсука около часа преследует самку и безуспешно пытается спариться с ней. Через некоторое время спаривание происходит быстро и завершается эйякуляцией. Видимо, неудачные попытки объясняются неполной эрекцией у самца и тем, что самка еще не вполне готова к спариванию. Аналогичное явление можно наблюдать у овец. С наступлением течки они становятся привлекательными для самцов, но самец должен много раз приблизиться к самке, прежде чем она придет в состояние готовности к спариванию. Если ввести овцам в анэструсе только одну дозу гонадотропного гормона гипофиза, то это вызовет у них овуляцию, но не течку. Если же сделать две инъекции с перерывом в 16 сут, то это вызовет появление полностью выраженного полового поведения.

В некоторых экспериментах с кастрированными животными ясно проявляется «градуальность» действия гормонов, т. е. зависимость силы реакции от количества гормона. Так, ван Оордт и Янг (1936) отметили, что полная кастрация самцов турухтанов (*Phylomachus pugnax*) приводит к исчезновению брачного оперения, характерных кожистых бородавок красного, желтого или оранжевого цвета на передней части головы и брачного поведения. При частичной кастрации бородавки могут сохраниться, но брачное оперение исчезает.

Стоун отметил, что самцы кроликов в течение 5 мес после кастрации все еще делают попытки спариваться. Напротив, эрекция начинает исчезать вскоре после кастрации; интромиссия становится неполной, а в конце концов и совершенно невозможной; в то же время попытки спариваться, сопровождаемые характерными движениями таза, сохраняются довольно долго.

Следует, кстати, сказать, что и у человека, и у животных либидо, половая потенция и эйякуляция — независимые явления, которые по-разному реагируют на действие гормонов. Так, например, либидо и половая потенция могут сохраняться у евнухов. Половое влечение в очень большой степени зависит от психологических факторов и не зависит от эрекции, которая автоматически вызывается соответствующей дозой андрогенов. Самцы крыс, которым вводят тестостерон в большой дозе, пытаются спариваться с другими самцами, самками крыс или молодыми морскими свинками. Между тем нормальные самцы обычно стремятся спариваться только с самками своего вида.

Самки птиц, присутствующие при брачных танцах самцов, совершенно определенно оказывают *предпочтение* некоторым из них. То же самое и в совершенно поразительной форме встречается у млекопитающих. Паллен (1944) заметил, что самки норок, стойко отвергающие ухаживания одних самцов, без колебаний спариваются с другими. Некоторые самки, отвергающие всех вообще самцов, легко спариваются, если их временно «ослепить», закапав им в глаза раствор атропина. В этом случае дефект поведения нельзя, видимо, приписать гормональной недостаточности.

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К ГОРМОНАМ

Они весьма значительны, хотя исследователи редко об этом упоминают. У некоторых особей половое поведение совершенно не проявляется и для его активации требуются очень значительные дозы гормонов; иногда даже и это не дает положительных результатов. Примером могут служить фригидные женщины. Половую активность у них можно стимулировать имплантацией таблеток андрогена. Но это может и не привести к положительным результатам, если у таких женщин никогда прежде не отмечалось никаких признаков полового возбуждения.

Эти индивидуальные различия не всегда можно приписать различиям в секреции половых гормонов. Вялые в половом отношении животные часто не реагируют на нормальную дозу гормона. Для того чтобы вызвать у них соответствующее поведение, необходима повышенная доза гормона. Самцы морских свинок разных линий после кастрации по-разному реагируют на одну и ту же дозу мужского полового гормона. Точно такие же результаты получены для кастрированных самцов крыс. Отметим, что у таких крыс ежедневными инъекциями небольших доз гормона можно повысить половую активность, но только до определенного (не очень высокого) уровня.

Сравнивая поведение нормальных самцов крыс в присутствии самки, можно разделить их по меньшей мере на три группы (в зависимости от интенсивности проявления полового поведения): с низкой, средней и высокой активностью. Кастрация, очевидно, у всех у них приведет через некоторое время к исчезновению полового поведения. Если затем ввести им половые гормоны, то половое поведение вновь появится, причем у крыс из группы с высокой активностью оно восстановится в большей степени (при одной и той же дозе), чем у крыс из группы с низкой активностью (Бич, 1940; Янг, 1961). Весьма вероятно, что индивидуальные различия связаны скорее с *различной реактивностью тканей, чем с различиями в содержании гормонов в крови*; при этом следует еще учитывать влияние индивидуального опыта (Лерман, 1964). Бич считает, что у животных, а возможно, и у человека все дело — в реактивности нервной системы, которая зависит от генетических факторов. Быть может, следует говорить о двойной реактивности: в отношении факторов среды (присутствие партнера) и гормонов. Приведем, кстати, последний пример: в опытах с искусственным влагалищем у некоторых жеребцов можно вызвать эйякуляцию, тогда как у других происходит только интромиссия; в то же время при спаривании с кобылой эйякуляция у них происходит вполне нормально.

Янг предложил различать два понятия: реактивность и энергию, которые зависят от разных факторов. У самок реактивность измеряется дозой гормона, которая может вызвать течку. Об энергии можно судить по характеристикам самой течки: например, продолжительности периода, в течение которого самка принимает позу «подставления», длительности максимального «подставления», частоте «мужского поведения» (когда самка делает садки на других самок). У самцов реактивность определяется аналогичным образом. Энергия же определяется, например, продолжительностью интервала между началом теста и эйякуляцией, числом интромиссий до эйякуляции, продолжительностью периода восста-

новления после эйякуляции. У самок реактивность и энергия зависят от генетических факторов; однако при этом оказывается, что самки с высокой реактивностью могут характеризоваться сильной или слабой энергией, так же, как и самки с низкой реактивностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Интерпретировать действие гормонов гораздо труднее, чем некогда полагали, так как действие их на организм неоднозначно.

Прежде всего следует сказать, что до сих пор не обнаружено таких форм поведения, которые зависели бы *только от одного* гормона. Например, у кастрированных морских свинок течку можно вызвать, вводя им эстроген, но при том непременном условии, что несколько позднее им будет введен также прогестерон. Пролактин вызывает «родительское» поведение, но только на фоне действия половых гормонов. Таких примеров можно привести сколько угодно.

Далее, нет таких гормонов, которые оказывали бы на организм *только какое-то одно действие*. Например, андрогены влияют на выведение креатина, вызывают задержку калия, активно действуют на азотистый и фосфорный обмен, стимулируют синтез белка, влияют на сохранение воды электролитами и белками сыворотки; они способствуют развитию скелетной мускулатуры и секреторной активности добавочных половых желез, повышают агрессивность, стимулируют брачные демонстрации, понижают кровяное давление при гипертонии, вызывают приток крови к мозгу, расширяя кровеносные сосуды, а кроме того, выполняют еще множество других известных и неизвестных функций, каждая из которых может прямо или косвенно влиять на поведение. К тому же один и тот же гормон может вызывать противоположные реакции; например, самка морской свинки в период течки пытается делать садки на других самок (реакция мужского типа), но при нападении самца принимает женскую позу.

В каждой реакции участвуют эффекторные механизмы, которые реагируют на внутренние и внешние раздражители; эти нервно-мышечные или нервно-секреторные механизмы зависят от генетической конституции вида, внешних воздействий и химического состава внутренней среды.

Гормоны — это всего лишь один из факторов, определяющих поведение. Оно может зависеть главным образом или исключительно от внешних условий. К тому же реакция на гормон зависит от вида организма. Например, один и тот же андроген стимулирует кваканье у самца лягушки, кукареканье у петуха, воркование у голубя, мяуканье у кота. Гормон один и тот же, но нервно-мышечные механизмы, реагирующие на него, различны. Изменяет

реакцию и предшествующий опыт. Для того чтобы у самки хемихромиса полностью сформировался нервный механизм, ответственный за выращивание мальков, она должна прежде хотя бы однажды выметать икру; только после этого первого нереста она становится способной реагировать на инъекцию полового гормона.

Гормоны могут действовать и на организм в целом, и только на специфические морфологические структуры, участвующие в определенных реакциях, и на периферические перцептивные механизмы, и на интегративные функции нервной системы.

Действие на организм в целом. Примером может служить щитовидная железа, влияние которой на поведение, по мнению многих авторов, осуществляется почти исключительно посредством активации обмена веществ во всем организме. Другим примером может, очевидно, служить, гипофиз, который влияет практически на все другие железы внутренней секреции, а следовательно, и на метаболизм в целом.

Теория Моргана (1943—1959) о центральном действии гормонов предполагает, что гормоны, активируя нервный центр, вызывают его возбуждение, длящееся и после прекращения сенсорного притока; благодаря этому организм приобретает способность реагировать определенным образом на одни раздражители и не реагировать на другие; таким образом и возникают различные «поведенческие установки». Это, очевидно, весьма напоминает «установки» объективистов. Но что же важнее — периферические или центральные воздействия? Пока на этот вопрос нет ответа.

Действие на специфические структуры. Мы уже приводили примеры такого действия гормонов.

Можно привести еще ряд примеров, в частности о действии половых гормонов. У рыб под влиянием половых гормонов часть почки превращается в орган, вырабатывающий слизь, необходимую для постройки гнезда; у самцов жабы под действием половых гормонов развиваются мышцы плечевого пояса, необходимые для обхватывания самки при спаривании. Половые гормоны вызывают развитие в зобу у голубя «млечных» желез, необходимых для выкармливания птенцов; у млекопитающих рост пениса и молочных желез, а следовательно, и сложное поведение, связанное с этими органами, также зависят от действия гормонов.

Действие на периферические рецепторы. Следует рассмотреть старое и прочно укоренившееся представление, согласно которому половое возбуждение вызывается импульсами, поступающими от внутренних (семенники, яичники) и особенно наружных (пенис, вульва) половых органов. Можно легко показать, что у самок грызунов при наличии изменений влагалища, типичных для течки, стремление спариваться может отсутствовать. И наоборот, некоторые самки мышей могут искать встречи с самцами, хотя у них и не произошло соответствующих изменений влагалища. Хирурги-

ческое удаление матки и влагалища у крыс не препятствует наступлению течки (Болл, 1934). Однако вполне очевидно, что ощущения в наружных половых органах *поддерживают* половое поведение, и самки крыс с удаленными маткой и влагалищем быстро утрачивают элементы поведения, характерного для периода течки. Следует добавить, что и у животных, и у человека гормоны повышают чувствительность и возбудимость наружных половых органов.

Если ввести самцу голубя пролактин, то эпителий стенок зоба сильно утолщается, а затем начинает шелушиться, в результате чего в зобу образуется творожистая масса, которой выкармливают птенцов; самец слегка ударяет клювом по голове птенца, после чего тот открывает клюв и получает порцию так называемого «голубиного молока». При местной анестезии стенок зоба типичное «родительское» поведение исчезает; оно зависит, таким образом, от локального раздражения нервных окончаний при растяжении зоба. Точно так же переполнение молочных желез у самок млекопитающих молоком в очень большой степени определяет их поведение по отношению к детенышам в период вскармливания.

У женщин на протяжении всего менструального периода наблюдается повышенная чувствительность к запахам; она возникает за 24...48 ч до наступления менструации и исчезает лишь спустя несколько дней после ее прекращения. Однако пока не ясно, связана ли такая сверхчувствительность непосредственно с действием гормонов. Как заметил Бич, было бы очень интересно и относительно несложно исследовать, изменяется ли у самок млекопитающих во время течки чувствительность к запахам, звуку и цвету.

Периферическое действие гормонов исследовали Сгурис и Мейтес (1952), которые показали, что пролактин инактивируется (т. е. становится неспособным вызывать развитие зоба голубя) при соприкосновении со срезами тканей молочной железы, зоба голубя, яичников и печени, т. е. всех тех органов, на которые этот гормон, как известно, в норме оказывает свое действие. Напротив, контакт со срезами мышечной ткани не инактивирует гормон (известно, что этот гормон не оказывает влияния на мышцы).

Возможное действие на интегративные функции центральной нервной системы. В том, что гормоны оказывают такое действие, убеждены все. Известны эксперименты, подтверждающие это представление. По Херрену и Хатериусу (1930), время ахиллова рефлекса у самок крыс уменьшается во время течки, увеличивается после удаления яичников и опять-таки уменьшается после введения эстрогена кастрированным самкам. Однако прямых и ясных экспериментов, отвечающих на вопрос о действии гормонов на интегративные функции, пока, насколько нам известно,

нет. В соответствии с более современными теориями роль гормонов заключается в снижении порога срабатывания врожденных механизмов спаривания. В связи с этим следует вспомнить эксперименты Торда и Уолфа (1944); в этих экспериментах было показано, что андрогены, прогестерон и гормоны надпочечников подавляют синтез ацетилхолина, тогда как эстрогены и прегнин (синтетический аналог гормона желтого тела), напротив, способствуют его синтезу. Адренокортикотропный гормон гипофиза резко повышает синтез ацетилхолина в нервной системе.

О центральном действии гормонов свидетельствуют результаты экспериментов Харриса, Майкла и Скотта (1958); в этих экспериментах в головной мозг овариэктомированных кошек вживляли платиновую проволочку, кончик которой был смочен эстрогеном. Несмотря на крайне незначительную дозу гормона, у кошек отмечалась течка и полное копуляторное поведение; это свидетельствует о том, что кончик достиг задней доли гипоталамуса; погружение проволочки в другие отделы мозга не сопровождалось такой реакцией. Это позволило Моргану высказать предположение о существовании центров, ответственных за те или иные формы поведения. Не все с ним согласны, хотя Лерман, например, склонен принять эту гипотезу; он считает, что следует более детально изучить, как введение различных веществ в те или иные отделы мозга сказывается на поведении. Фишер (1956) обнаружил, что инъекции одной и той же соли тестостерона в разные участки гипоталамуса вызывают или родительское, или половое поведение. Впрочем, результаты экспериментального повреждения центральной нервной системы могут быть различными в зависимости от того, как их оценивать. Хайнд (1959), например, отметил, что если судить по количеству поглощаемой пищи, то различные повреждения гипоталамуса увеличивают чувство голода; если же судить, например, по числу нажатий на рычаг для получения корма, то чувство голода, наоборот, уменьшается! Вызвано это, очевидно, тем, что мотивация и организация поведения осуществляются различными структурами.

Остается ответить на вопрос, почему гормоны действуют избирательно и вызывают не все возможные проявления поведения, а только те, которые соответствуют определенной реакции. До настоящего времени объяснения этому явлению не существует.

Современные исследователи, констатируя *ненаправленную* гиперактивность у кастрированных животных, пришли к выводу, что действие гормонов не столько возбуждает, сколько организует и направляет активность нервной системы. Правда, Лерман считает, что такое «управление» осуществляется не столько на уровне нервных центров, сколько на периферии, за счет прямого воздействия на наружные половые органы (набухание, приток крови

и т. д.). Сулерак (1952) обнаружил, что после введения самцам крыс тестостеронпропионата или тироксина число эйякуляций уменьшается, тогда как число интромиссий и продолжительность рефрактерного периода после эйякуляции не изменяются. Автор предположил, что за все эти изменения ответственны половые гормоны, которые подавляют функцию гипофиза. Поскольку частота интромиссий и продолжительность копуляторной активности возрастают при действии препаратов, возбуждающих нервную систему, например кофеина и стрихнина, можно полагать, что эти элементы поведения, очевидно, вообще зависят от возбуждения нервной системы. Напротив, прозерин и тиаминбромгидрат удлиняют рефрактерный период, не влияя на продолжительность спаривания. Таким образом, продолжительность рефрактерного периода связана с процессами метаболизма в нервной ткани, например, с синаптической проводимостью, на которую оказывают влияние эти препараты. Многие считают, что различные элементы мужского полового поведения независимы друг от друга и регулируются совершенно различными механизмами, так же как и в случае женского полового поведения.

У кошки с удаленными яичниками может полностью восстановиться половое поведение, если ей ввести эстроген; более того, у нее заново развиваются половые органы (влагалище, матка, яйцеводы). Но если ввести в гипоталамус такой кошки проволочку, кончик которой обмакнули в раствор эстрогена, то можно наблюдать только появление полового поведения, половые же органы не восстанавливаются (Лерман, 1964). Это показывает, что гормоны могут влиять на поведение, непосредственно воздействуя на нервную систему. В то же время Каваками и Сойер (1959) показали, что прогестерон, если его ввести непосредственно в ретикулярную формацию среднего мозга, изменяет порог электроэнцефалографической реакции. Происходят также изменения электрической активности ядер гипоталамуса и обонятельного мозга. Харрис, Майкл и Скотт (1958) показали, что половое поведение не может проявляться полностью после удаления некоторых зон верхней части среднего мозга, гипоталамуса и преоптической зоны. Кент и Либерман (1949) подтвердили это, вводя прогестерон непосредственно в третий желудочек мозга хомяка; не менее часа они наблюдали типичное половое поведение. Ничего подобного не происходит, если ввести прогестерон в другие области мозга, хотя некоторые элементы полового поведения можно вызвать, если ввести прогестерон в преоптическую область или амигдалу. Каваками и Сойер полагают, что гормоны сначала воздействуют на нервную систему в целом, а затем, вторично, на какие-то локальные системы, что способствует интеграции поведения; не исключено, что существует «центр спаривания», локализованный в мамиллярных телах.

Но все это *относится к женскому поведению*; у самцов картина совершенно иная. По Бичу (1958), у самцов хищных млекопитающих в организации копуляторного поведения принимают участие как образования новой коры так и различные подкорковые пути и ядра; у самок же хищных, равно как и у самцов и самок крыс, эти структуры не связаны с копуляторным поведением. У крыс высшие центры копуляторного поведения находятся в промежуточном мозге, с чем и связан врожденный, а не приобретенный характер соответствующих актов; впрочем, следует заметить, что несколько по-иному дело обстоит у морских свинок; у них элементы приобретенного встречаются в поведении как самцов, так и самок, что связано с участием элементов коры. Что касается механизма полового привлечения или механизма активации (arousal) полового поведения, то и у самок грызунов, и у самок плотоядных животных они зависят не от коры, а от промежуточного мозга. Напротив, у самцов грызунов и хищников и у самцов и самок приматов они зависят от коры головного мозга. Впрочем, кастрированные приматы и грызуны еще способны спариваться. Бич предполагает, что спаривание у этих видов не зависит от андрогенов. Но этот факт сомнителен, и, по-видимому, кастрация сильно затрудняет спаривание.

На тип полового поведения влияют также условия, в которых происходило развитие нервной системы на ранних стадиях. По данным Янга (1961—1962), инъекция мужского полового гормона беременным самкам морских свинок вызывает значительные сдвиги в половом поведении детенышей: независимо от пола у них появляется сильная тенденция к мужскому половому поведению. Более того, у детенышей наблюдаются определенные черты гермафродитизма, причем эти анатомические изменения не связаны четкой зависимостью с изменениями в поведении. До сих пор не удалось проследить, как влияют женские половые гормоны на развитие мужских половых признаков у зародыша, поскольку действие этих гормонов блокируется плацентарным барьером.

Следует, наконец, отметить, что гормоны весьма слабо влияют на обучение, которое, как известно, предполагает образование новых нервных связей. Гормоны же, как полагает Бич, активны только в отношении тех связей, к которым они имели время «привыкнуть» на протяжении многих поколений; в этом как раз и состоит врожденный, а не приобретенный характер действия гормонов.

НЕРВНЫЙ МЕХАНИЗМ ГОРМОНАЛЬНОЙ СЕКРЕЦИИ

Напомним, что электрическое раздражение передней части гипоталамуса или воронки гипофиза вызывает отделение молока благодаря секреции окситоцина задней долей гипофиза. Возбужде-

ние в этом случае передается через гипоталамо-гипофизарный нервный тракт. *Передняя* доля гипофиза у млекопитающих и птиц иннервирована значительно слабее, и, по мнению Харриса (1955), ее секреторная активность не зависит от нервного механизма. Тем не менее ясно, что функция передней доли гипофиза регулируется гипоталамусом, однако эта связь осуществляется через воротную систему. У млекопитающих мелкие разветвления сонной артерии образуют сплетение у основания гипофизарной воронки, откуда отходят капилляры, тесно переплетающиеся с различными гипоталамическими путями. Таким образом, гипоталамус и передняя доля гипофиза тесно связаны между собой системой кровеносных сосудов. Электрическое раздражение передней доли гипофиза не вызывает овуляции у крольчих, но ее можно вызвать, раздражая гипоталамус (Харрис, 1948). Харрис считает, что функцию передней доли гипофиза контролирует нейросекрет, образующийся в гипоталамусе и выделяющийся в кровь. Именно этим объясняется тот факт, что секреция гормонов может осуществляться рефлекторно, в ответ на различного рода нервные возбуждения, чему имеется множество примеров: овуляция у крольчихи, вызываемая спариванием, постройка гнезда ткачиком *Quelea quelea*, которую стимулирует пучок зеленой травы, взаимная стимуляция развития половых желез у птиц, живущих колониями, и т. д. И, как следствие существования этого механизма, можно выработать условнорефлекторную секрецию гормонов.

Грачёв (1952) вводил зонд в молочную железу козы и обнаружил, что отсасывание молока из одного соска приводит к тому, что оно начинает выделяться и из другого. Если за 15 с до отсасывания звонить в колокольчик, то через некоторое время один лишь звонок будет вызывать лактацию. Кстати, это явление используется при обычной дойке: стук ведра и обмывание вымени стимулируют отделение молока, прежде чем начнется дойка. У женщин лактацию может вызвать крик ребенка; в родильном доме у матери может начать отделяться молоко, как только откроет дверь санитарка, приносящая ребенка.

ГЛАВА V

ЭЛЕМЕНТЫ ПСИХОФАРМАКОЛОГИИ

Лишь с недавнего времени мы располагаем препаратами, способными активно влиять на поведение. Многие из них преждевременно разрекламированы, хотя даже в самых благоприятных случаях бывает довольно трудно до конца понять их действие.

ДЕЙСТВИЕ ТРАНКВИЛИЗАТОРОВ

Барбитураты. Известно, что сильный страх легко может вызвать у людей симптомы неврозов и даже психозов. Применение барбамила смягчает эти симптомы. Было показано, что этот препарат вообще оказывает успокаивающее действие в конфликтных ситуациях. Исходя из этих его свойств, Миллер исследовал действие барбамила на реакцию избегания у крыс при действии раздражителя, вызывающего испуг.

Экспериментальные условия: 1) «телескопическая» дорожка, где крыса ставит сначала одну лапу, не получая удара током, затем две лапы и т. д., причем в какой-то момент она может получить удар электрическим током; 2) конфликтная ситуация, когда животное для получения пищи должно нажать на рычаг; звук нарастающей высоты сигнализирует о предстоящем ударе током, причем интенсивность удара пропорциональна высоте звука; 3) в третьем эксперименте ситуация аналогична той, которая создается во втором, с той разницей, что под напряжением находится не рычаг, а пол, и крыса в этом случае не может избежать раздражения током, когда раздается предупреждающий сигнал.

Группе крыс, испытывавших голод и жажду, вводили раствор барбамила, а контрольной — плацебо [1] (физиологический раст-

[1] «Плацебо»— нейтральные вещества, имеющие тот же вид, что и испытуемый препарат. Врачам, которые должны испытать действие препарата, оба вещества известны лишь под условными названиями, например препараты А и Б; какой же из них активен, им не сообщают. Использование плацебо внесло в фармакологические исследования недостававшую им прежде объективность.

вор). Во всех этих экспериментах в начале опыта (до раздражения током) крысы, получившие барбамил, были менее активны, чем животные, получившие плацебо; их условнорефлекторное поведение, связанное с получением пищи, было также заметно сниженным. Следовательно, препарат не стимулирует ни двигательную активность, ни исследуемое поведение. Однако после нанесения электрического раздражения это поведение у экспериментальных крыс было нарушено в меньшей степени, чем у контрольных.

Но что же такое страх? На что, собственно, действуют транквилизаторы? Во всех этих экспериментах животных первоначально обучали приближаться к рычагу, а потом — избегать его. Монтгомери (1943) утверждает, что многие препараты действуют главным образом на *недавно приобретенные навыки*. Таким образом, можно предположить, что транквилизатор действует не на страх как таковой, а на приобретенное поведение избегания. Для того чтобы проверить эту гипотезу, Миллер вырабатывал у крыс чувство страха перед ударом тока при нажатии на рычаг, раньше чем они узнали, что рычаг связан также с получением корма. Однако различий в действии препарата обнаружено не было; барбамил и здесь оказал такое же действие, как и в первом случае. Эксперименты с использованием другой методики показали, что действие препарата не ограничивается влиянием на самые последние навыки.

Возможно, транквилизаторы оказывают определенное действие на чувствительность к раздражителям, предупреждающим об опасности. Можно, например, уменьшить или полностью подавить чувствительность крысы к этим раздражителям. Один из своих экспериментов Миллер поставил таким образом, что, когда крыса нажимала на рычаг, раздавался звуковой сигнал, предупреждавший не о том, что рычаг находится под током, а о том, что корма больше не будет. В этом случае действия барбамила на угашаемый навык не отмечалось.

В другом опыте крысы пробегали по коридору, получая тем меньшее подкрепление, чем большее расстояние они пробегали. Транквилизатор увеличивает скорость пробежки по такой дорожке. Таким образом, барбамил либо снижает чувствительность к различным раздражителям, либо уменьшает напряжение, связанное с отсутствием подкрепления. Он, несомненно, уменьшает эмоциональное напряжение, связанное с невозможностью удовлетворить желание, как ранее снижал напряжение, связанное с чувством страха. Доказано, что транквилизатор сильно замедляет угасание условного рефлекса.

Исследовалось также влияние барбамила на *обучение*. Например, крыс обучали нажимать на рычаг, чтобы получить пищу; затем к рычагу подводили ток и тем самым отучали крыс нажимать на рычаг. В этом случае транквилизатор ускоряет пере-

учивание; если перестать давать его, то частота выполнения выработанной поведенческой реакции тотчас же падает до уровня, отмечаемого в контрольной группе. Таким образом, препарат не вызывает какого-то нового состояния организма и, как говорит Миллер, действует *на поведенческое проявление реакции, а не на процесс обучения в целом*.

Дьюс утверждает, что действие препаратов связано со *степенью* мотивации. Он приводит пример действия нембутала на голубей, которые должны были клевать мишень. В первой серии экспериментов они получали пищевое подкрепление каждые 50 с, в другой — каждые 900 с. Нембутал в обоих случаях уменьшал число реакций, но действовал он по-разному: дозы 2 и 4 мг вызывали даже увеличение числа реакций, когда животное получало подкрепление в более частом ритме; во втором же случае наблюдалось значительное уменьшение числа реакций.

Самораздражение. Дельгадо и его сотрудники первыми показали, что раздражение определенных областей головного мозга может восприниматься животным как наказание и запоминается. Олдс и Милнер показали, что оно может служить также и подкреплением. Теперь известно, особенно после работ Олдса, что гипоталамическая область медиального пучка переднего мозга является нервным субстратом подкрепления (т. е. положительных эмоциональных реакций), тогда как перивентикулярная система промежуточного и среднего мозга служит нервным субстратом отрицательных эмоциональных реакций. Крысы с вживленными электродами могут сами произвольно раздражать «зону подкрепления», нажимая на рычаг, что повышает эффективность их обучения.

Миллер показал, что животные могут сами стимулировать «область подкрепления» путем аутоинъекции транквилизатора. В яремную вену животного вводится постоянный зонд. Через решетку пола пропускают электрический ток, и животное может само нажимать на рычаг, с помощью которого ему вводится траквилизатор. В этом случае крысы нажимают на рычаг гораздо чаще, чем контрольные крысы, у которых нажатие на рычаг не сопровождается инъекцией.

ВОЗДЕЙСТВИЕ АМФЕТАМИНА (СТИМУЛЯТОР ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ)

В своих экспериментах Стейн использовал самораздражение мозга в качестве положительного или отрицательного подкрепления, после чего вводил животным амфетамин и исследовал его действие. Клиницисты знают, что этот препарат стимулирует активность; однако на животных его эффект проявляется далеко не так четко. В некоторых случаях можно наблюдать даже пода-

вление активности. Для того чтобы понять причину этого, необходим тщательный анализ результатов применения амфетамина, поскольку этот препарат обладает множественным действием. Например, его принимают люди, желающие похудеть, так как он до некоторой степени уменьшает аппетит. У животных он резко ослабляет ощущение голода и жажды. Таким образом, этот препарат будет оказывать двоякое действие при подкреплении: во-первых, он будет облегчать выполнение реакции; во-вторых, уменьшать значение подкрепления из-за отсутствия аппетита. Если использовать в качестве подкрепления не воду или пищу, а что-либо другое, то легко обнаружится, что облегчающее действие препарата является преобладающим (в частности, в том случае, когда в качестве подкрепления использовалось прямое раздражение головного мозга; производные фенотиазина и резерпин блокируют это самораздражение). Следует добавить, что такое действие амфетамина на самораздражение очень специфично, поскольку барбамил в дозе, в которой он блокирует эффект отрицательного подкрепления, и скополамин в дозе, которая резко снижает потребление воды, не влияют на самораздражение.

Таким образом, если вышеприведенные предосторожности соблюдаются, то облегчающий характер этого препарата выступает весьма отчетливо. Но каков механизм его действия? Возможно, он только снижает порог подкрепления (Миллер, 1960). Это было отчетливо продемонстрировано в эксперименте Стейна и Рэя. В этом эксперименте крысу помещали в ящик, в котором на значительном расстоянии друг от друга находились два рычага. Когда крыса нажимала на один рычаг, то получала кратковременную стимуляцию электрическим током, но с каждым нажатием интенсивность раздражения постепенно уменьшалась. Для того чтобы сила раздражения возросла до первоначального уровня, требовалось нажать на второй рычаг. Крысы, которым вводили амфетамин, нажимали на второй рычаг чаще, чем крысы из контрольной группы, что говорит о снижении порога чувствительности. Амфетамин обладает также другим действием, которое кажется парадоксальным. Он замедляет процесс угасания выработанной реакции. Между тем он явно усиливает реакцию избегания. Каким же образом он может способствовать положительным результатам, замедляя угасание, т. е. продлевая воздействие подкрепления, и в то же время усиливать влияние отрицательного подкрепления?

Стейн предложил остроумную теорию, позволяющую преодолеть это противоречие (впрочем, основные его идеи были высказаны еще Вудвортом); он предполагает, что реакция избегания должна подкрепляться за счет усиления «чувства безопасности». Это можно выразить иначе, допуская, что при действии раздражителей, вызывающих избегание, нервные механизмы наказания

бывают активированы, а механизмы поощрения заторможены. Когда реакция избегания сработала, механизм поощрения на короткое время растормаживается и становится чувствительным к амфетамину.

Хилтон поставил эксперименты, результаты которых не согласуются с этой теорией. Оказалось, что в ходе развития реакции избегания у крысы наступает гипергликемия, явно вызванная состоянием стресса. После того как реакция полностью выработана, гипергликемия исчезает. Из этого Хилтон заключает, что становление реакции и ее сохранение после обучения зависят от разных физиологических механизмов.

ВОЗДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕПАРАТОВ НА ПАМЯТЬ

Кук в одной своей важной работе говорит о влиянии РНК на условные рефлексы. Камерон и его сотрудники уже в 1958—1961 годах отметили, что введение дрожжевой РНК пожилым людям оказывает благоприятное воздействие на их память, повышает интерес к жизни, инициативу и т. д. Этот благоприятный эффект наблюдался и другими авторами, использовавшими различные рибонуклеотиды (цитидиловую, адениловую, уридиловую и гуаниловую кислоты). Эксперименты с введением РНК животным дали менее ясные результаты, и Кук решил их повторить. Сначала он выработал у крыс реакцию избегания: крыса должна была взобраться на столбик в центре клетки, когда к полу подводили ток после звонка. Крысы, которым вводили РНК, обучались избегать таким образом ударов тока гораздо быстрее, чем контрольные, а угасала у них эта реакция медленнее. Это были молодые, здоровые крысы, в организме которых не должно быть недостатка в РНК. Каких-либо других изменений в поведении крыс РНК, по-видимому, не вызывала. Однако оказалось, что РНК влияет на положительный условный рефлекс и помимо ситуации избегания. Добавим к сказанному, что у крыс одинаковые результаты достигаются при введении РНК per os и парентерально (инъекции).

Имеются препараты, которые, напротив, ухудшают память, например барбамил. Однако действие их не слишком сильно выражено, и разные авторы расходятся во мнении об их действии.

Давно известно, что скополамин вызывает амнезию (т. е. потерю памяти,) по крайней мере у человека; каков механизм действия этого препарата, неизвестно; он нарушает также восприятие и способность к обобщению и абстрактному мышлению. Известно также, что если через несколько минут после обучения дать наркоз, то запоминание ухудшается.

Аноксия, так же как и электрошок, нарушает запоминание, и действие этих факторов суммируется. Резерпин также усиливает

действие электрошока, эфир же снимает его. По данным Раба и Жерара, у крыс барбамил увеличивает время фиксации следов памяти, поскольку под его влиянием период, в течение которого воздействие шоком бывает эффективным, оказывается на 1, 2, 4, 15 мин дольше, чем у животных, не получавших препарата. Напротив, стрихнин уменьшает время фиксации. Шок, которым воздействовали через несколько минут после обучения, в меньшей степени затрудняет запоминание у инъецированных, чем у контрольных крыс.

Работ, посвященных проблеме улучшения памяти при помощи различных препаратов, довольно мало. Стрихнин и кофеин облегчают запоминание, если их вводят через несколько минут после обучения. Теперь считается, что если память связана с изменением или ростом каких-то специфических «мнемонических» структур, то это должно быть так или иначе связано с синтезом белка. В таком случае препараты, которые подавляют синтез белка, например пуромицин, должны препятствовать запоминанию. Однако Флекснер показал, что этот препарат, хотя он и блокирует белковый синтез на 83%, не оказывает влияния на некоторые формы обучения у мышей. Актиномицин D блокирует (на 55%) синтез РНК, которая, по мнению Хидена (1961), играет большую роль в запоминании; тем не менее мыши, у которых синтез РНК подавлен актиномицином D, еще способны обучаться.

ЭФФЕКТ ГРУППЫ И ДЕЙСТВИЕ ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ

По Уилсону (1963), на результатах фармакологических экспериментов в большой степени сказывается размер группы. Способность бутадиона вызывать язву желудка сильнее выражена в опытах на изолированных крысах, чем на крысах, содержащихся попарно или по четыре (Мартиндейл, Соумерс и Уилсон, 1960).

В то же время Бонфис с сотрудниками (1957) обнаружили, что у животных, содержащихся в условиях скученности, язвы образуются чаще, чем у изолированных животных. Бута и Де Во (1960) показали, что шум, производимый крысами, оказывает то же действие.

Чанс (1949), исследовавший токсичность симпатомиметических аминов на мышах, отметил, что токсический эффект препаратов в значительной степени зависит от размера группы (от 2 до 32 животных). Это подтверждают и другие авторы.

По данным Джойса, если животное, которому вводили какой-либо препарат, поместить вместе с другими животными, получавшими тот же или другой препарат, то результаты могут оказаться иными как в отношении величины эффекта, так и даже в отношении его направленности. Уилсон показал, что нормальная мышь, помещенная в группу мышей, склонных к аудиогенной эпилепсии, сама становится более чувствительной к звуку.

ДЕЙСТВИЕ ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ НА ГРУППОВОЕ И ВРОЖДЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Мэйпс и Уилсон (1963) исследовали групповую устойчивость, вводя чужаков в стабильную группу из 9 мышей; при этом каждый раз из группы удаляли соответствующее число мышей. Такое удаление сопровождается ростом активности, пропорциональным числу удаленных мышей; однако при введении животным талидомида ничего подобного не наблюдается. Подсаживание чужаков также приводит к увеличению активности, пропорциональному числу чужаков; при этом новые животные оказываются подчиненными вследствие своей низкой активности. В этом случае талидомид вызывает противоположный эффект: чужаки становятся доминирующими, поскольку у «аборигенов», получивших препарат, активность понижена.

Ирвин сообщает о результатах измерений активности крыс в беличьем колесе; оказалось, что активность каждой отдельной особи очень стабильна, хотя у разных особей она сильно различается. Была обнаружена корреляция между активностью животного и его групповым поведением. Более активные животные были менее общительны. Исследовано воздействие препаратов, повышающих (метамфетамин) или снижающих (перфеназин) активность, на поведение в группе. В этих исследованиях был получен ожидаемый результат: оказалось, что препараты, повышающие активность, угнетают такое поведение, и наоборот. Известны также препараты, влияющие на общественное поведение *непосредственно*, в отличие от двух предыдущих. Это имипрамин и морфий. Имипрамин снижает как групповую, так и индивидуальную активность животных. Морфий в дозах, не влияющих на индивидуальную активность, полностью подавляет групповое поведение.

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ И ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Раштон и Штейнберг измеряли исследовательскую активность крыс, помещая их в Y-образный лабиринт; при этом учитывалось, сколько раз в минуту они заходили в тот или иной отсек. Если повторять этот опыт несколько дней подряд, то цифра стабилизируется. Во время этого «устойчивого» периода введение животным

барбамила, амфетамина или их смеси вызывает лишь совсем незначительное увеличение активности или вообще никак не сказывается на ней. Но у крыс, не имеющих опыта, т. е. еще не знакомых с лабиринтом, каждый из этих препаратов и *особенно их смесь* вызывают резкое возрастание активности. Если же крысам, всего один раз побывавшим в лабиринте, на другой день ввести препарат, то это не вызовет у них повышения исследовательской активности.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ РЕАКТИВНОСТЬ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Прежде всего чувствительность к действию тех или иных препаратов (например, к гексеналу) у разных животных — мышей крыс, кроликов, собак — очень различна. Существуют также различия в зависимости от пола, правда мало изученные; в частности известно, что самки крыс в 4 раза чувствительнее к гексеналу, чем самцы. Отметим также различия (до 500% по отношению к гексеналу) в чувствительности к лекарственным препаратам у животных разных линий. Реакция животных генетически чистых линий на фармакологические препараты более однородна, чем особей из естественной популяции. Если скрестить две линии, то гибриды первого поколения будут часто реагировать еще более однородно, чем их гомозиготные родители.

Наконец, небезынтересно упомянуть о том, что сейчас довольно успешно проводят отбор даже не по поведению, а по реакции на тот или иной препарат. В настоящее время есть достаточный материал для изучения *индивидуальной* реактивности по отношению к лекарственным препаратам как у животных, так и у человека.

Теперь известно, что действие многих препаратов проявляется спустя несколько недель после введения и даже в следующем поколении (Фримен и Бентон, 1961; Венбоф и Кеснер, 1963). Ирвин (1959) показал, что действие ипрониазида на двигательную активность становится явным не ранее чем через много дней после отмены препарата.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

ПРИОБРЕТЕНИЕ ОПЫТА

ГЛАВА VI

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКАЯ АКТИВНОСТЬ

В последнее время зоопсихологи уделяют все больше внимания исследовательской активности — стремлению животных передвигаться и осматривать окружающую среду, даже когда они не испытывают ни голода, ни жажды, ни полового возбуждения. Особенно сильна исследовательская активность при появлении нового предмета, поэтому ее изучение тесно связано с проблемой восприятия нового. Само по себе исследовательское поведение является врожденным, но оно обязательно предшествует обучению, и поэтому я пишу о нем именно в этой части, в которой идет речь о приобретении опыта.

Проблема «новизны». Прежде всего несколько определений. Раздражитель может быть новым по сравнению с более или менее давним опытом, так что можно говорить о большей или меньшей степени его новизны. Следует также различать новизну *абсолютную* (раздражитель никогда не встречался животному) и *относительную* (необычное сочетание знакомых животному раздражителей).

Однако, как мы увидим, самые разнообразные новые раздражители оказывают на животное одно и то же действие — возбуждают у него исследовательскую активность. Что же общего между всеми этими столь различными раздражителями? Прежде всего несомненно, что реакция на них не ослаблена в результате привыкания, и потому новые раздражители более действенны,

чем уже знакомые животному. Кроме того, маловероятно, что реакции на новые раздражители вступят в конфликт с ранее выработанными реакциями, так как они возникают только при действии строго определенных раздражителей.

Некоторые авторы, например Берлин и Пиаже́, считают, что влияние раздражителя отнюдь не пропорционально степени его абсолютной новизны. В подтверждение этого они приводят такой пример: если бы на ярмарке показывали, скажем, геологические образцы и женщину с двумя головами, то любопытные бросились бы смотреть на двухголовую женщину (необычное сочетание знакомых раздражителей), отдав ей предпочтение перед геологическими образцами (раздражитель, несомненно, абсолютно новый для большинства из них). Когда с этой точки зрения стали анализировать поведение животных, то оказалось, что крысы, например, гораздо более чувствительны к необычному сочетанию знакомых раздражителей.

Внимание. Этологи довольно редко пользуются этим словом, которое может характеризовать как интенсивность реакции, так и ее избирательность. Употребляют его в двух значениях. В первом значении оно характеризует уровень *бодрствования*; этот термин используют невропатологи для характеристики эффективности влияния окружающей обстановки на поведение. Во втором значении это слово употребляют в тех случаях, когда речь идет о способности выделять наиболее важный из совокупности раздражителей.

Этологов особенно интересует второй аспект проблемы. Именно его имел в виду Берендс, когда исследовал врожденные элементы в поведении чаек, которые возвращают выкатившееся из гнезда яйцо, подталкивая его клювом. Помещая перед гнездом чайки в ее отсутствие различные предметы, более или менее похожие на яйцо, Берендс смог выяснить, какие раздражители наиболее важны, а на какие птица совсем не обращает внимания. Реакция чайки оказалась врожденной, но добавим сразу, что, как и все подобные реакции, она проявляется только при определенной мотивации. Например, самец колюшки обращает внимание на красное брюшко соперника и вступает с ним в драку только в период размножения. Птицы интересуются веточками и травинками только в период постройки гнезда.

Последователи Павлова применяли другие, хотя и весьма схожие методы. Анохин (1958), например, обучал собаку, движения которой были ограничены лямками, брать пищу из правой кормушки при воздействии одного раздражителя, а из левой — при воздействии другого. Затем он предъявлял оба раздражителя сразу, чтобы видеть, какую из кормушек собака выберет.

До него эту методику использовала Зачиньева (1950); в своих экспериментах она определяла, на какие раздражители — слуховые

или зрительные — собаки обращают больше внимания. Оказалось, что преобладает реакция на слуховые раздражители, даже если она подкреплялась хлебом, а реакция на зрительные раздражители — мясом, которое собаки любят гораздо больше.

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ПАВЛОВА О РОЛИ ВНИМАНИЯ И ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ АКТИВНОСТИ (ОРИЕНТИРОВОЧНЫЕ РЕАКЦИИ)

Как известно, в нервных центрах происходит фильтрация информации, поступающей от органов чувств. Но благодаря особому виду поведения еще до поступления в нервные центры происходит отбор раздражений, действующих на рецепторы. Совокупность реакций, которые направлены на улучшение восприятия, мы будем называть исследовательским поведением. Нужно различать следующие его разновидности:

1) *ориентировочная реакция*, которая состоит в изменении положения и ориентации органов чувств;

2) *собственно исследовательское поведение*, которое связано с передвижением животного;

3) *манипуляторно-исследовательское* поведение, когда животное не только перемещается, но и воздействует каким-то образом на окружающую обстановку, например манипулирует предметами.

Ориентировочные реакции, изучавшиеся еще Павловым, очень сложны и связаны с активностью значительной части организма. У позвоночных ориентировочная реакция сопровождается следующими изменениями:

а) в органах чувств — например, зрачок расширяется, а порог чувствительности к свету снижается;

б) в мускулатуре органов чувств — глаза широко раскрываются и поворачиваются к источнику раздражения; животные настораживают уши, принюхиваются;

в) в состоянии скелетной мускулатуры — животное приостанавливается (общий тонус мускулатуры повышается, часто при этом поворачивается также голова и корпус) и готовится к новым действиям. Электромиограмма показывает, что в этот период возрастает электрическая активность мышц;

г) в центральной нервной системе — α-волны на электроэнцефалограмме уступают место быстрой нерегулярной активности; у животного, находившегося в более или менее сонливом состоянии, медленные волны на ЭЭГ сменяются α-ритмом [1]; если же

[1] α-Ритм характерен только для человека, а у животных встречается α-подобный ритм. При ориентировочной реакции у животных происходит десинхронизация электрической активности мозга.— *Прим. ред.*

на ЭЭГ преобладали быстрые β- или γ-волны (от 14 до 30 в 1 с), то ее характер не изменяется;

д) и наконец, в вегетативной системе — кровеносные сосуды конечностей сужаются, а сосуды головы расширяются, изменяется кожно-гальваническая реакция (проводимость кожи ладони или подошвы), а также ритм дыхания и деятельности сердца.

Петелина показала, что у собак можно выделить следующие изменения дыхания и сердечной деятельности:

1) *подавление*, которое происходит при первом предъявлении слухового раздражителя и состоит в замедлении и ослаблении пульса;

2) *усиление*, которое наблюдается при последующих предъявлениях раздражителя — дыхание становится более глубоким и быстрым, пульс учащается. При первом предъявлении раздражителей других модальностей появляется только первая реакция.

Все физиологи придают большое значение *возбуждению ретикулярной формации* в возникновении ориентировочной реакции. Об этом свидетельствует ее появление при электрическом раздражении ретикулярной формации и гипоталамуса у бодрствующего животного (например, кошки).

ФУНКЦИИ ОРИЕНТИРОВОЧНЫХ РЕАКЦИЙ

Все эти сенсорные изменения способствуют улучшению восприятия раздражителя, который их вызвал, и других раздражителей той же модальности. Они влияют и на восприятие раздражителей других модальностей (причем могут не только улучшать, но и ухудшать его). Например, у позвоночных поворот головы в направлении звука не только обеспечивает наилучшие условия для слухового восприятия за счет равной удаленности источника звука от обоих ушей, но и позволяет животному увидеть его. Расширение зрачка, как выяснилось, вызывается не только зрительными, но и слуховыми, обонятельными, вкусовыми и тактильными, а также электрическими раздражениями (Либерман, 1958; Шахнович, 1958).

Добавим, что представления о сенсорном взаимодействии при ориентировочной реакции усложняются, так как выяснилось, что раздражение одних рецепторов может либо усиливать, либо ослаблять чувствительность других рецепторов к раздражителям. Кроме того, оказалось, что прямое раздражение ретикулярной формации в разных случаях может и тормозить, и облегчать сенсорное восприятие. Возможно, это зависит от интенсивности ориентировочной реакции. По данным Соколова, сенсорное ухудшение восприятия может развиться при действии раздражителей, имеющих биологическое значение, например у кошки — при виде мыши. И наоборот, при действии сильного неожиданного звука,

не имеющего для кошки биологического значения, может наступить облегчение восприятия.

Макаров в 1952 году обнаружил, что болевое электрическое раздражение сначала снижает зрительную чувствительность, а затем ее повышает.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОРИЕНТИРОВОЧНОЙ РЕАКЦИИ

Угашение. Как показали работы сотрудников И. П. Павлова, ориентировочную реакцию, как и любую другую реакцию организма, можно угасить. Она исчезает, если раздражитель действует несколько раз с интервалами в несколько минут или секунд. При дальнейшем повторении раздражения реакция будет затормаживаться быстрее день ото дня, затем угасание может распространиться и на реакции, вызываемые другими раздражителями, и в конце концов этот раздражитель начнет усыплять животное (Чечулин, 1923). Таков, вероятно, один из механизмов гипнотического состояния, которое Павлов вызывал у собак с помощью повторения неподкрепляемого условного раздражителя.

Адаптация. В целом реакции адаптации действуют в направлении, противоположном ориентировочным реакциям. Это можно видеть на примере зрения. Уменьшение освещенности вызывает расширение зрачка, и благодаря этому увеличивается количество света, попадающего в глаз. Кроме того, сетчатка адаптируется к темноте — ее чувствительность к свету повышается. Короче говоря, адаптация направлена на то, чтобы ослабить результат изменения раздражения, тогда как ориентировочная реакция стремится его усилить. В противоположность ориентировочным реакциям реакции адаптации локальны и затрагивают только те органы чувств и отделы нервной системы, которые непосредственно связаны с восприятием данного раздражителя. В ориентировочные же реакции может вовлекаться весь организм.

Оборонительные реакции. Оборонительные реакции близки к ориентировочным в том отношении, что они генерализованы и в них также может участвовать весь организм. Эти реакции, возникающие при действии очень сильных или болевых раздражителей [1], чрезвычайно разнообразны. Они могут проявляться в виде бегства, агрессии, рефлекторного обездвиживания и т. п. Как и реакции адаптации, они направлены на ослабление действия раздражителя. Интересно отметить, что оборонительные реакции сопровождаются сужением сосудов головы, тогда как при ориентировочных реакциях сосуды расширяются.

[1] Слабые, но специфические раздражители также вызывают резко выраженные оборонительные реакции.— *Прим. ред.*

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

СОБСТВЕННО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Перемещение животного в пределах выгородки или естественной территории, не обусловленное ни голодом, ни жаждой, представляет собой собственно исследовательское поведение, присущее всем животным. Многие этологи склонны рассматривать его как фундамент всего поведения. В его основе лежат более сложные физиологические механизмы, чем те, которые характерны для простой реакции внимания.

На исследовательское поведение влияют разные факторы.

НОВИЗНА ПРЕДМЕТОВ

Значение новизны раздражителей исследовалось в некоторых опытах Берлина. Например, сначала в течение одной минуты крысам показывали картонные кубы или цилиндры; затем крысам, которые до этого видели только кубы или только цилиндры, показывали два куба и цилиндр или два цилиндра и куб. Оказалось, что крысы гораздо больше времени тратят на исследование незнакомого предмета. Сходное явление наблюдали Мак-Гау и Тиссен, изучая поведение крыс в Y-образном лабиринте при использовании пищевого подкрепления. После 80 проб к лабиринту был добавлен новый отсек. Оказалось, что крысы заходят в него чаще, чем в старые, хорошо уже им известные. В опытах Берлина и Слейтера крыс трижды в день помещали в Т-образный лабиринт, причем в конце каждого отсека они находили просто пустой ящик, стенки которого были разрисованы различными фигурами (квадратами и треугольниками). В одном ящике фигуры всегда были одни и те же, а в другом — каждый раз новые. Оказалось, что крысы проводят гораздо больше времени в том ящике, в котором рисунки меняются.

Можно убедиться, что степень новизны раздражителя уменьшается по мере увеличения времени его действия. Например, чем чаще крыса видела перед опытом изображение, помещенное в конце лабиринта, тем меньше времени она тратит на его осмотр, пройдя лабиринт.

Исследовательское поведение зависит также от того, насколько новая ситуация похожа на уже известную животному. Об этом, например, свидетельствуют результаты опытов Монтгомери, который изучал поведение крыс в лабиринтах, выкрашенных в разные оттенки черного и белого. Он отметил, что крысы, хорошо ознакомившиеся с белым лабиринтом, будут вновь внимательно исследовать темно-серый лабиринт той же самой формы. Даршен обнаружил, что длина пробега таракана (*Blattella germanica*), помещенного на белую вертикальную планку, со временем становится все меньше, однако снова возрастает, если пересадить его на темно-зеленую планку.

Время появления нового раздражителя также имеет важное значение. У таракана исследовательское поведение при виде нового предмета (например, куба) будет гораздо сильнее выражено после 60-минутного пребывания на платформе, когда он успел хорошо ознакомиться с обстановкой, чем после 15-минутного. Само собой разумеется, что если после некоторого перерыва животному показать уже знакомый предмет, то оно снова примется его исследовать.

Во многих работах было показано, что исследовательская активность (измеряемая числом перемещений животного по платформе или в лабиринте) распределена во времени неравномерно. Даршен, например, наблюдал это на тараканах. У крыс максимальная активность также приурочена к началу опыта, причем, как показал Берлин, особенно важна первая минута; затем исследовательская активность ослабевает. Если проводить опыты ежедневно, то особенно сильное уменьшение исследовательской активности в начале опыта отмечается в самые первые дни, в последующие же дни она снижается более постепенно.

Степень новизны. Можно попытаться измерить степень новизны. Она обратно пропорциональна следующим факторам:

а) частоте появления похожих раздражителей;

б) степени «давности» (время, прошедшее между появлением похожих раздражителей);

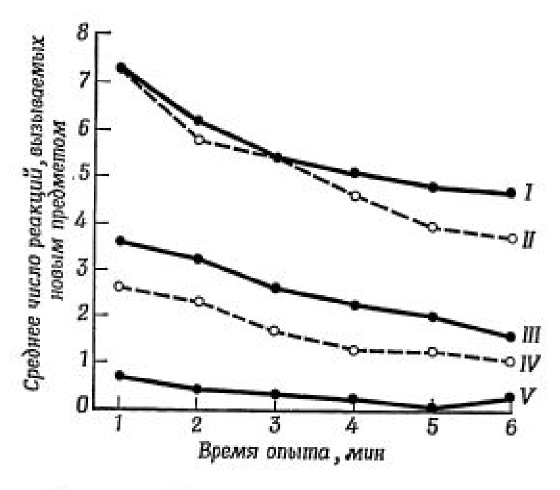
в) степени сходства раздражителей.

Степень сходства раздражителей соизмерима со степенью генерализации в понимании павловской школы. Она определяется тем, насколько легко реакция, выработанная на один раздражитель, может быть вызвана другим раздражителем той же модальности. Примером может служить слюноотделение у собак в ответ на звуковые раздражители. Нетрудно убедиться в том, что его вызывают звуки, близкие по частоте к тому, на который реакция была выработана, и не вызывают звуки, сильно отличающиеся по частоте.

Степень новизны зависит также от степени неожиданности раздражителя, которая в свою очередь определяется тем, насколько действующий раздражитель отличается от ожидаемого животным. Объективным показателем того, какой раздражитель ожидается животным, служат подготовительные и оборонительные реакции. Берлин говорит также о «несообразности», под которой он подразумевает не новизну раздражителей, а совершенно необычную их комбинацию (женщина с двумя головами).

Сложность предмета. Это очень важное свойство, но его часто бывает трудно отделить от новизны, так как наиболее сложные

предметы содержат обычно больше всего новых раздражителей. Интересный эксперимент по определению влияния сложности объектов провели Уильямс и Кюхта (1957). Они использовали Y-образный лабиринт, в одном отсеке которого находились различные черные предметы (свинцовая мышь, цепочка и т. п.), а в другом на белых стенах были нарисованы черные полосы,



Фиг. 58. «Любопытство» у животных разных видов при появлении незнакомого предмета.

Любопытство уменьшается после 6 предъявлений. Обозначения кривых: *I* — хищные; *II* — приматы; *III* — грызуны; *IV* — сумчатые, насекомоядные; *V* — рептилии.

причем их общая площадь была приблизительно равна площади черных фигур в первом отсеке. Оказалось, что крысы чаще заходят в первый коридор и это предпочтение усиливается к концу опытов. Сходные результаты получил Велькер (1957). Он помещал крыс в выгородку, где с одной стороны находилось пять кубов, а с другой — пять предметов такого же объема, но неправильной формы. Выяснилось, что крысы гораздо чаще подходят к этим более сложным предметам.

Контрастность и интенсивность раздражителей. По данным Майера и Шнейрлы, животные предпочитают раздражители умеренной интенсивности и избегают слишком сильных раздражителей, что, несомненно, имеет биологический смысл. По данным Монтгомери, в «физиологических» пределах освещенности разницы в исследовательском поведении крысы в белом, сером и черном лабиринте не отмечается. Берлин обнаружил, что белый куб крысы исследуют так же, как и серый.

Даршен показал, что если таракана после часа пребывания на слабо освещенной платформе освещают более ярким светом, то он направляется к его источнику, избегая при этом сильно освещенных мест, поскольку для него характерен отрицательный фототропизм. Несомненно, что определенную роль играют здесь и реакции адаптации.

Эмоциональное воздействие предметов. Животные прежде всего направляются к привлекательным для них предметам. Этот факт был замечен Гриндли в опытах на цыплятах в 1929 году [1]. Цыплят обучали проходить коридор, в конце которого они находили либо зерна риса, закрытые стеклом (1-я группа), либо зерна, лежащие открыто (2-я группа). Скорость прохождения коридора быстрее возрастала у цыплят второй группы.

И напротив, животные стараются избегать болевых раздражителей. Однако реакции на них далеко не просты, как это показали в своих опытах Берлин и Вэлли; они приучали крыс брать пищу из ящика с диагональными полосами, причем крысы одной группы получали кратковременное электрическое раздражение, когда в первый раз просовывали голову в ящик за кормом. Оказалось, разумеется, что крысы этой группы приходили за пищей гораздо реже (за исключением первых трех минут до раздражения), чем крысы контрольной группы. Исследовательское же поведение было у них, напротив, гораздо сильнее выражено. Возникает вопрос, не может ли электрошок усиливать в некоторых случаях внимание? Известно, во всяком случае, что процесс обучения может иногда ускоряться, если животное перед началом опытов в лабиринте подверглось электрошоку.

Наследственность. Исследовательское поведение у некоторых линий крыс выражено сильнее, чем у других. Гибриды между такими линиями характеризуются промежуточной активностью.

ВЛИЯНИЕ ОБЕДНЕННОЙ И ОБОГАЩЕННОЙ СРЕДЫ

Чарлсворт и Томпсон (1958) создавали крысам обедненную среду (см. стр. 169), помещая их в темные клетки или в клетки с матовыми стенками, откуда они не могли видеть, что происходит снаружи. Контрольные крысы воспитывались в обычных клетках. Однако, когда крыс обеих групп выпустили в просторный ящик, никаких различий в их исследовательском поведении не обнаружилось. Аналогичные результаты были получены и Монтгомери (1953), который ограничивал не зрительный (как Чарлсворт и Томпсон), а двигательный опыт крыс, воспитывая их в очень тесных клетках. Все это, казалось бы, свидетельствует о том, что условия воспитания не сказываются на развитии исследовательского поведения и оно зависит главным образом от обстановки, которую животное исследует. Но с таким выводом трудно согласиться, если учесть, что крысы, воспитанные в обогащенной среде (в их клетках находились разнообразные игрушки), оказываются более способными к решению задач на зрительное различение;

[1] Реакция клевания у птенцов выводковых птиц была детально описана в известных работах Сполдинга (1873) и Л. Моргана (1894).— *Прим. ред.*

чем крысы, воспитанные в обедненной среде (в клетках с матовыми стенками). Не исключено, что отсутствие различий в результатах экспериментов Чарлсворта, Томпсона и Монтгомери обусловлено методическими погрешностями.

ВЛИЯНИЕ ДРУГИХ ФАКТОРОВ

По некоторым данным, молодые собаки более активны, чем старые, а у крыс самки активнее самцов.

При испытании линий крыс, полученных путем отбора по способности обучаться в лабиринте Хебба — Уильямса, несколько бо́льшая исследовательская активность в лабиринте новой формы отмечалась для крыс так называемых «неспособных» линий, возможно из-за их пониженной способности к хранению прошлого опыта.

Слепые крысы исследуют лабиринт активнее, чем нормальные. Возможно, они компенсируют отсутствие зрительной информации повышенной подвижностью.

ВЛИЯНИЕ ДРУГИХ ВИДОВ АКТИВНОСТИ И ПОБУЖДЕНИЙ

Голод и жажда. В зависимости от того, есть ли в исследуемой выгородке пища и вода, животные ведут себя по-разному.

Случай, когда животные находят пищу или воду. По-видимому, исследовательское поведение и удовлетворение потребности в пище или питье могут противостоять друг другу. Об этом свидетельствует, например, опыт Чанса и Мида. Они высаживали крыс из жилых клеток, а через некоторое время помещали их обратно, поставив предварительно в клетки пищу и воду, а также какие-нибудь предметы, изменявшие внутренний вид клеток. Прежде чем приняться за еду, крысы в течение некоторого времени осматривали клетку, причем количество пищи, съеденной за 10 мин, могло служить мерой новизны обстановки: чем больше был изменен внутренний вид клеток, тем интенсивнее оказывалось исследовательское поведение и меньше съедалось пищи. Появление новых предметов давало больший эффект, чем удаление старых, независимо от того, каким именно образом изменяли обстановку в клетке. Потребление пищи нарушалось тем сильнее, чем большим было изменение и чем дольше отсутствовала крыса. Чем дольше крыса голодала перед опытом, тем меньше исследовательское поведение отвлекало ее от еды.

Зимбардо и Монтгомери (1957) помещали крыс в лабиринт, состоящий из девяти квадратных отделений, расположенных в шахматном порядке. Оказалось, что крысы, испытывающие голод и жажду, исследуют лабиринт с пищей и водой менее активно, чем пустой. В некоторых случаях в поведении животных наблюдались признаки «конфликта»: крысы то подходили к пище, то бросали ее, чтобы осмотреться, прежде чем начать есть.

Случай, когда пища и вода отсутствуют. Можно ожидать, что отсутствие пищи и воды побуждает животное, испытывающее голод и жажду, более активно исследовать обстановку в «надежде» что-нибудь найти. Опыты пока не дали однозначного ответа на этот вопрос. Результаты их зависят от типа лабиринта, пола крыс и даже от экспериментатора — разные экспериментаторы могут по-разному оценивать одни и те же сдвиги в исследовательском поведении.

Адлерштейн и Ферер (1955) сделали попытку объяснить эти противоречия. Они отметили, что разнообразные аппараты и лабиринты, которые использовали для выяснения данного вопроса разные авторы, можно разделить на две группы по их сложности. По мнению Адлерштейна и Ферера, исследовательское поведение усиливается в отсутствие пищи и воды в сложных, богатых раздражителями условиях, и ослабевает в однообразных и бедных. Это предположение они подтвердили собственными экспериментами. Однако Зимбардо и Монтгомери совершенно не согласны с этим выводом, поскольку в их опытах, проведенных в очень сложном лабиринте, исследовательское поведение в отсутствие пищи и воды ослабевало, тогда как, если исходить из представлений Адлерштейна и Ферера, должно было быть наоборот.

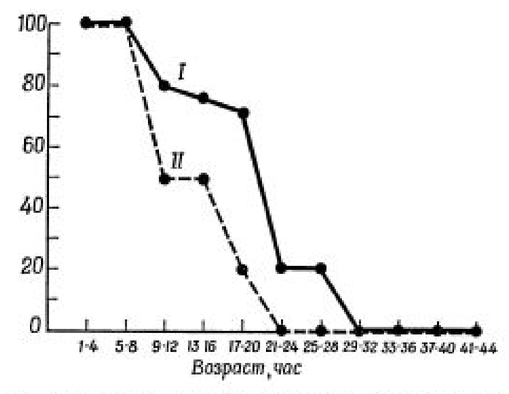
Впрочем, Адлерштейн и Ферер были все же недалеки от истины, однако решающим фактором оказалась *не степень разнообразия, а степень новизны среды*. Ферер доказал это, выпуская крыс в два соединенных между собой ящика, более или менее разнообразных по внутреннему виду, причем крысы были приучены только к первому. Оказалось, что второй ящик голодные крысы исследуют гораздо активнее, чем первый, хорошо им известный. С этим выводом Зимбардо и Монтгомери вполне согласны. Таким образом, в том, что касается значения степени новизны, точки зрения разных авторов совпадают.

Подобная зависимость более вероятна и с точки зрения экологии, как это отметил Берлин. В самом деле, голодное животное гораздо быстрее найдет пищу, если после бесплодных поисков на старом месте начнет искать ее в новом. Примером плодотворности экологического подхода могут служить (с некоторой оговоркой) опыты Петриновича и Боллса (1954). Они обнаружили, что испытывающие жажду крысы легче, чем голодные, научаются проходить лабиринт определенным путем. Напротив, чередованию путей (регулярные повороты либо направо, либо налево) легче обучаются голодные крысы. Авторы предположили, что простая стереотипная реакция поиска воды легче вырабатывается у испытывающих жажду крыс потому, что в естественных условиях они находят воду всегда в одном и том же месте, тогда как

пищу приходится искать в разных местах. Такое объяснение возможно, если допустить, что речь идет о наследственно обусловленных свойствах, однако использованным в опытах лабораторным крысам никогда в жизни не приходилось искать ни воду, ни пищу. Кстати, Уокер (1956) успешно вырабатывал у крыс реакцию чередования и при питьевом подкреплении.

Страх. Чаще всего, хотя и не всегда, животные избегают новых и необычных раздражителей. Обычно в поведении животного сталкиваются две противоположные тенденции — боязнь нового и тяга к нему.

Лоренц подробно описал характерное поведение молодого ворона при появлении новых, совершенно незнакомых ему предметов — бутылки, плюшевого медвежонка и т. д. Ворон усаживался на ветке где-нибудь неподалеку и подолгу, иногда часами



Фиг. 59. Соотношение разных видов реакций [внимательное рассматривание (*I*) и приближение (*II*) (в %)] на новый предмет у 124 кур породы леггорн в зависимости от возраста (по Гессу и Шеферу, 1959).

На оси ординат — число соответствующих реакций в %.

рассматривал их. Потом он начинал приближаться, очень медленно, с величайшей осторожностью. Последние метры он преодолевал с полураскрытыми крыльями, постоянно отпрыгивая в сторону, каждую минуту готовый взлететь. Наконец он решался один раз клюнуть незнакомый предмет и тут же стремительно бросался на ветку, где сидел до этого. Если ничего не происходило, он повторял тот же маневр в более быстром темпе. Если «добыча» убегала, то он сразу же терял весь свой страх и энергично преследовал ее. Если, наоборот, «добыча» вдруг атаковала его, то он пытался обойти ее сзади. И наконец, неподвижный предмет он хватал когтями и пытался разорвать; при этом он засовывал клюв в малейшую щель, стараясь ее расширить. Небольшие предметы он в конце концов прятал в какую-нибудь дыру или расщелину и маскировал их чем-нибудь сверху. Можно видеть, что исследование нового предмета обычно содержит элементы поведения, типичного для поисков пищи (фиг. 59—61).

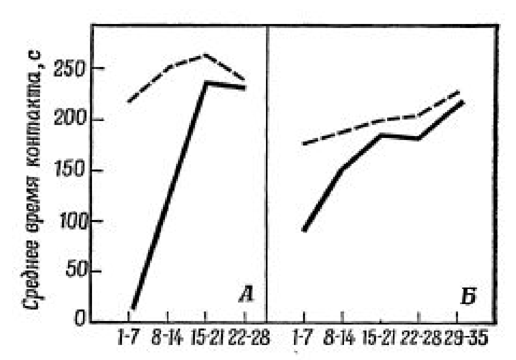
Конфликт между робостью и любопытством многие исследователи считают характерным для такой ситуации. Для того чтобы

нерешительность победила, нужно изменить условия опыта так, чтобы животное испытало страх. Харлоу и Циммерман (1958) наблюдали это у очень молодой обезьянки, которая охотно приняла вместо «матери» простой проволочный каркас, покрытый мехом. Если ее что-нибудь волновало или в комнате появлялся



Фиг. 60. Реакции сидящих в клетке зябликов на чучело совы. (по Хайнду, 1954).

Пунктиром обозначены полеты к сове, сплошной линией — бегство от нее, а штрих-пунктирной — общее число передвижений птиц.



Фиг. 61. Постепенное преодоление чувства страха перед новыми предметами у двух шимпанзе (*А* и *Б*) (по Мензелу, 1961).

Сплошная кривая — первый опыт; пунктирная кривая — последний опыт. По оси абсцисс — число испытаний.

какой-то новый предмет, то она обязательно подбегала к искусственной матери и лишь после этого начинала его исследовать. Если же «мать» уносили, то обезьянка с криком бросалась на пол или дрожа забивалась в угол (стр. 71).

Все это свидетельствует о неадекватности общепринятого метода регистрации перемещений крыс сразу после того, как их впускают в лабиринт. В результате мы суммарно регистрируем самые разнообразные движения животного — приближение к одним предметам и отступление от других, со всех сторон окружающих его в лабиринте. Было бы лучше предоставить животному сначала освоиться в новой обстановке и только потом дать ему доступ на другую территорию.

Часто можно наблюдать, что животные в сложной для них ситуации вдруг совершенно некстати начинают чиститься и облизываться. Именно эту форму поведения Тинберген и другие этологи назвали смещенной активностью. Выглядит все это так, словно нервная энергия, не находя выхода, устремляется по первому попавшемуся руслу.

Довольно трудно установить точно, что скорее вызовет любопытство животного, а что — робость. Видимо, чем непривычнее

и сложнее обстановка, тем чаще появляется робость и даже реакция избегания.

Как отметил Берлин, животное, попадая в совершенно новую для него среду, чаще всего пытается убежать. Велькер прикреплял различные предметы к стенам выгородки и отметил при этом, что крысы исследуют преимущественно те предметы, которые расположены около двери. Когда же он открывал дверь в коридор, ведущий в темную камеру, крысы сейчас же устремлялись туда, причем без всякого ознакомления. Вполне очевидно, что бегство — не единственная возможная реакция и преобладает только тогда, когда, как мы видели, обстановка действительно совершенно новая.

Очевидно, страх может быть вызван не только изменением окружающей обстановки, но, например, внезапным резким звуком или электрическим раздражением. Однако эмоциональные последствия таких воздействий совсем не так сильны, как результат одного только вида новых предметов, появившихся неожиданно, хотя они совсем не связаны с болевыми ощущениями. Например, крысы, внезапно услышав громкий звук, ограничивались тем, что застывали на какое-то время на месте, а после раздражения электрическим током проявляли лишь довольно слабое беспокойство и не пытались убежать (Монтгомери и Манкмен, 1955).

Наконец, реакции на новые раздражители различны у лабораторных и диких крыс. Дикие крысы избегают приближаться к незнакомым предметам. Если для того, чтобы приблизиться к кормушке, им нужно пройти мимо незнакомого предмета, то они готовы скорее отказаться от пищи. Напротив, белые лабораторные крысы почти сразу же приближаются к новым предметам и осматривают их. Как известно, между дикими и лабораторными крысами имеются и значительные физиологические различия. Например, у диких гораздо крупнее надпочечники, что согласуется с их большей эмоциональностью.

АКТИВНЫЕ ПОИСКИ НОВЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Выше мы говорили о поведении животного при виде возбуждающих или пугающих предметов. Но животное может также активно стремиться искать новые раздражители, отсутствовавшие вначале.

Классическим примером может служить поведение животного в лабиринте Дэшиела, в котором доступ к пище можно получить двадцатью разными способами. Отправляясь из одного угла лабиринта к цели, расположенной в другом, крыса не ограничится каким-то одним путем, но испытает все, не оказывая ни одному из них предпочтения. Сходный факт был описан Кречевским еще в тридцатых годах: если крыса может добраться

до пищи двумя путями, причем один из них неизменный (скажем, это чередующиеся повороты направо и налево), а другой каждый раз меняется, то она, как правило, предпочитает этот последний.

Одной из проблем, получивших наибольшее освещение в последних исследованиях любопытства и влияния новизны у животных, является *«проблема чередования»*. Все исследователи отмечают, что крысы, помещенные в Т- или Y-образный лабиринт, выбирают поочередно то одну, то другую его ветвь, если находят в обеих одинаковое подкрепление. Эта особенность характерна и для других животных, а также для человека.

Возникает вопрос: есть ли разница в поведении животного при «проверке» уже знакомых предметов и при исследовании совершенно новых объектов, которые могут служить источником новых раздражителей? В общем, по-видимому, нет. Если крысы, через стекло ознакомившиеся с Y-образным лабиринтом, во время последующих пробежек (когда стекло будет убрано) обнаружат, что одна из ветвей лабиринта изменена (например, перекрашена из белого в черный цвет), то они будут чаще заходить именно сюда.

Сравнение влияния *абсолютно* и *относительно* новых раздражителей проводилось во многих работах. Дембер поставил в 1956 году опыт, отличие которого от только что описанного состояло в том, что крысы видели через стекло окрашенные по-разному ветви лабиринта. В последний момент, перед тем как стекло убирали, черный и белый отсек меняли местами. Оказалось, что крыс привлекает не столько цвет частей лабиринта, сколько изменение их положения (относительная новизна). В опытах Себба и Махута (1955) крысы могли достигать цели двумя путями — один из них почти прямой, а другой извилистый и гораздо более длинный. Пока этот последний путь оставался неизменным, крысы выбирали его только в 12% случаев. Когда же, не изменяя его полностью, в нем производили перестановку отдельных элементов (относительная новизна), крысы выбирали его уже в 42% случаев.

МАНИПУЛЯТОРНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЕ РЕАКЦИИ

До сих пор речь шла о реакциях, проявлявшихся в определенной среде, в которую животные сами не вносили никаких изменений. Но существует целый ряд других реакций, когда животное должно произвести какое-то действие, например нажать на кнопку или рычаг, чтобы получить подкрепление. В естественных условиях для того, чтобы выжить, животному приходится производить бесчисленное множество различных действий в ответ на определенные раздражители. Мы называем все подобные реакции *манипуляторными* в отличие от Берлина, который пользуется более общим термином *исследовательские*.

Манипуляторно-исследовательские реакции и информация. Один из наиболее интересных результатов состоит в том, что сама полученная информация может служить подкреплением.

Викоф (1952) обучил голубя ударять клювом по красному диску, чтобы получить пищу; если он ударял по зеленому, то не получал ничего, а если по белому, то получал пищу в одном случае из двух. Если одновременно с ударом по белому диску голубь нажимал на педаль, то диск становился красным или зеленым; это служило указанием, получит голубь на этот раз подкрепление или нет. Оказалось, что голуби очень быстро привыкали нажимать на педаль, хотя единственным подкреплением в данном случае им служила эта дополнительная информация. Добавим, что такое же явление обнаружено у шимпанзе и человека.

Пример манипуляторно-исследовательской реакции. К концу 50-х годов у многих исследователей независимо друг от друга в результате случайных наблюдений сложилось мнение, что увеличение освещенности служит весьма существенным подкрепляющим фактором для мышей и крыс (а по моим данным — также для лошадей).

Во всех этих опытах животное, нажимая на кнопку, зажигало маленькую электрическую лампочку, не получая никакого другого подкрепления. Обучение этой простой операции происходило столь быстро, что мы вправе привести его в качестве примера манипуляторного поведения.

Такое поведение грызунов поразило исследователей, для которых всегда было непререкаемой истиной, что эти животные избегают света. Однако здесь все зависит от степени и особенно от интенсивности освещения. Для объяснения этого явления была выдвинута сначала гипотеза вторичного подкрепления, рассматривающая свет как индифферентный раздражитель, который может ассоциироваться с получением пищи. В подтверждение приводили следующий опыт Скиннера: если в тот момент, когда крыса нажимает на рычаг для получения пищи, раздается щелчок, то по истечении определенного времени крыса будет нажимать на рычаг, даже если просто слышит щелчок, не подкрепляемый пищей. Предполагали также, что крыса стремится зажечь свет, поскольку обычно она получает пищу днем. Но Робертс, Маркс и Коллиер показали, что эта реакция может быть одинаково хорошо выработана у крыс, выращенных и выкормленных как в полной темноте, так и на свету.

Было также высказано предположение, что при «самораздражении» светом крыса чаще нажимает на рычаг просто из-за повышения общей двигательной активности и что все это имеет лишь видимость научения. Однако Барнс и Киш (1958) высказались против этой интерпретации: ведь мыши, имеющие доступ к двум внешне совершенно одинаковым рычагам, лишь один из которых включает лампочку, гораздо чаще нажимают именно на этот рычаг. Дело здесь, следовательно, не только в простом диффузном усилении активности.

Существуют две разновидности этой формы поведения, поскольку, нажимая на рычаг, крыса может не только включать, но и выключать свет. Несмотря на некоторую противоречивость результатов, обусловленную особенностями применявшихся методов, можно сделать вывод, что именно включение света, а не его выключение играет роль подкрепления. Об этом же косвенно свидетельствуют и опыты Майерса и Миллера (1954), в которых при нажатии на рычаг открывалась дверца, ведущая из темного помещения в светлое, или наоборот. В первом случае обучение происходило гораздо быстрее.

Мы не располагаем пока достаточными данными о значении *интенсивности* источника раздражения, играющего роль подкрепления. Известно только, что существует некоторая оптимальная интенсивность, как этого и следовало ожидать. Об этом свидетельствуют опыты Барнса и Киша (1957), в которых мыши могли выбирать между двумя платформами: когда они взбирались на первую, включался очень громкий звук, а когда взбирались на вторую — звук выключался. Мыши оказывали четкое предпочтение первой платформе. Когда им предоставляли на выбор четыре платформы, мыши проводили 40% времени там, где раздавался легкий щелчок.

Степень новизны раздражителя довольно трудно оценить. Еще труднее охарактеризовать однообразие обстановки до того, как включается свет. Майерс предпринял такую попытку. Он использовал две группы крыс, одна из которых содержалась в нормальных условиях, а другая — в клетке, которая перед опытом в течение недели освещалась мерцающим светом. При нажатии на рычаг открывался доступ в другую камеру, также освещенную мерцающим светом: для крыс этих двух групп степень новизны данного изменения обстановки была совершенно различной. Тем не менее в обоих случаях крысы обучались нажимать на рычаг с одинаковой легкостью. Берлин справедливо отметил, что решающим фактором является здесь, вероятно, не недостаток света, а недостаток раздражителей. В самом деле, нажатие на рычаг представляло для животных новый элемент поведения, отсутствовавший ранее.

Можно также судить о степени новизны по уменьшению ответа при повторном действии раздражителя. К сожалению, как это ни странно, результаты опытов, проведенных в этом направлении, весьма противоречивы и в большой степени зависят от того, как проводится опыт — непрерывно или с перерывами (острое и прерывистое угашение). В то же время следует напомнить, что крысы независимо от того, на свету или в темноте они содержатся, «любят» нажимать на рычаг даже если не получают никакого подкрепле-

ния (кроме самого действия, которое, видимо, представляет собой игру). Возможно, далее, что определенную роль играет «привыкание» к условиям эксперимента. Так, например, животное, привыкшее к обстановке опыта, с течением времени нажимало на педаль реже, а неприученное животное, наоборот, чаще.

Голодные животные нажимают на рычаг чаще, что связано, вероятно, с их повышенной активностью.

Манипуляторно-исследовательское поведение у обезьян. Приматы, несомненно, представляют собой лучший объект для изучения манипуляторного поведения, потому что у них хорошо развиты кисти рук. Всем известна привычка этих животных обнюхивать, облизывать и ощупывать со всех сторон все необычные предметы, которые попадают им в руки.

Велькер (1956) провел интересный эксперимент. Он по многу раз показывал молодым шимпанзе одни и те же предметы (каждый раз по 6 мин) и установил, что время, затрачиваемое на их осмотр, от опыта к опыту постепенно уменьшается. Еще до него с этим явлением столкнулся Войтонис (1949) у павианов и макак. Новый предмет вначале очень сильно привлекает их внимание, но мало-помалу интерес к нему ослабевает. Для шимпанзе очень важна *сложность* предметов. Велькер, например, заметил, что многоцветные деревянные кубики интересуют их больше, чем одноцветные той же формы, а многоцветные и разнообразные по форме больше, чем прямоугольные. Ренш в 1957 году наблюдал, в каком порядке обезьяны собирают предметы, беспорядочно разбросанные по полу клетки. Оказалось, что цветные предметы они предпочитают серым; впрочем, здесь имеются большие различия как в поведении разных животных, так и в поведении одного животного в разное время. Следует сказать, что вопрос о предпочтении более сложных предметов не вполне ясен. Видимо, обезьяны предпочитают изображения геометрических фигур рисункам с менее определенными контурами. Молодые животные больше склонны к длительному обследованию новых предметов, чем более взрослые. Самые старые животные ограничиваются осмотром, а ощупывают только предметы, много раз попадающиеся им на глаза. Таким образом, стремление «все потрогать руками» более характерно для шимпанзе (как и для человека) в детстве.

Как установил Берлин, *попытки обезьян рисовать* тоже следует отнести к манипуляторно-исследовательской активности. Рисунки обезьян, видимо, связаны не только с приятными ощущениями, которые они, как и маленькие дети, испытывают, ритмически проводя карандашом по бумаге. Наблюдая за мартышкой по кличке Альфа, Шиллер (1951) убедился в том, что, когда она рисует, ее действия отдаленно напоминают действия человека. Так, если на бумаге был изображен замкнутый круг, она старалась рисовать внутри, не выходя за его пределы. Когда же ей чертили незамкнутый круг, то она водила карандашом около разрыва, так, словно хотела закончить рисунок.

Манипулирование в качестве подкрепления. Харлоу и его сотрудники установили, что при обучении у резусов само манипулирование предметом может служить подкреплением.

Группе обезьян много раз показывали, что можно разобрать мозаику, вытаскивая ее детали в определенном порядке. Обезьяны без всякого дополнительного подкрепления усваивали эту достаточно сложную операцию, причем оказалось, что сытые справляются с ней гораздо лучше, чем голодные, получавшие пищу только после того, как они справились с задачей. Если мозаику оставляли в клетке на целые дни, то интерес к ней быстро пропадал.

Еще более интересный опыт был поставлен Болотовой в 1953 году. Она научила обезьяну нажимать на рычаг при красном свете и не нажимать при белом, используя в качестве подкрепления только небольшие, каждый раз новые предметы, которыми та могла играть некоторое время после правильной реакции.

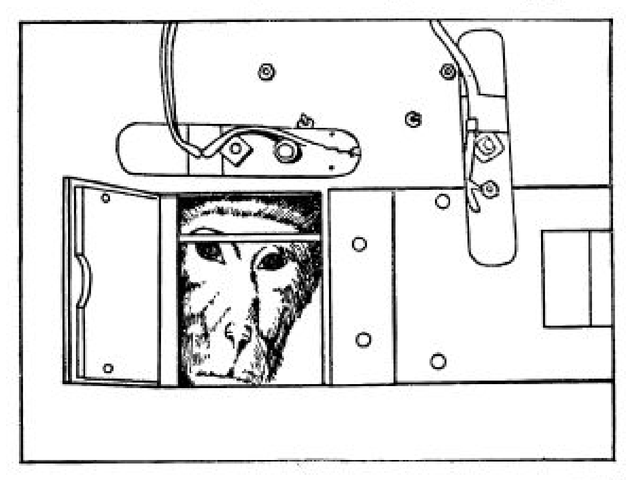
Обезьяны могут самостоятельно научиться пользоваться предоставленными им орудиями, например ведром, чтобы доставать песок, а впоследствии — воду из колодца. Бирех (1945) показал, что в опытах, в которых обезьяны подтягивали к себе предметы с помощью Т-образной трости, результат был успешным только в тех случаях, когда обезьяны предварительно играли с тростью.

Характер поведения обезьян при манипулировании различными предметами зависит от того, насколько эти предметы поддаются их усилиям. Они, в частности, больше любят игрушки с вращающимся диском, чем с неподвижным. Войтонис (1949) наблюдал реакции обезьян на появление в клетке стола с несколькими выдвижными ящиками. Оказалось, что меньше всего они интересуются пустыми или плохо выдвигающимися ящиками, содержимое которых остается для них недоступным. Сильнее привлекали их ящики, в которые можно заглянуть, но откуда ничего нельзя взять поиграть. Нравился им и ящик с мячом, который они могли потрогать, просунув руку в отверстие, но не могли вытащить. Однако наибольший интерес вызывали ящики, содержимое которых можно было вытащить и обследовать. Ящики, при открывании которых раздавался звонок, воспринимались довольно равнодушно, поскольку обезьян вообще меньше интересуют звуковые раздражители.

«ЗРИТЕЛЬНОЕ» ПОДКРЕПЛЕНИЕ

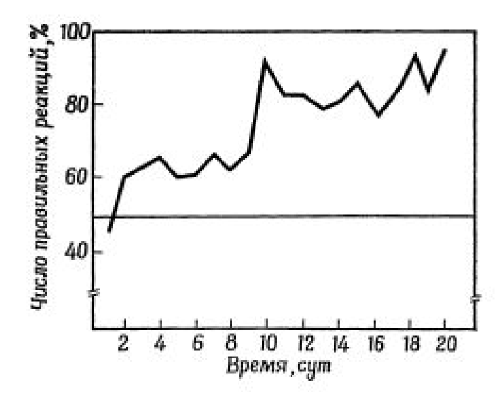
Сотрудниками Харлоу было установлено, что очень легко научить макаку-резуса нажимать на рычаг в ответ на определенный сигнал, если в виде награды позволять ему выглянуть через маленькое окошко в клетке с матовыми стенками, в которой

проводится эксперимент (фиг. 62). По наблюдениям Батлера, обезьяны вообще очень любят заглядывать в двери и могут заниматься этим довольно долго (до 19 ч подряд без перерыва) в зависи-



Фиг. 62. «Зрительное подкрепление» (по Харлоу, 1954).
В случае правильного различения раздражителей обезьяна получает право выглянуть через окошко за пределы клетки. При таком подкреплении обучение идет очень успешно.

мости от того, что они там видят. Дверь, ведущую в пустую комнату, они открывают гораздо реже, чем в ту, в которой стены покрыты изображениями фруктов, в особенности если там есть



Фиг. 63. Успешная выработка реакции различения при «зрительном подкреплении» (по Батлеру, 1953).
Горизонтальная линия показывает, какой была бы доля правильных реакций, если бы они были случайными.

игрушки, например движущийся электропоезд. Еще чаще они открывают дверь, если видят в другом помещении обезьяну, и несколько реже, если видят там собаку. Наконец, обезьяны очень любят смотреть кинофильмы об обезьянах, особенно цветные.

Если изображение на экране перевернуто вверх ногами, то они выражают активный протест, не успокаиваясь до тех пор, пока все не придет в порядок.

СХОДНЫЕ ЧЕРТЫ В ПОВЕДЕНИИ ДЕТЕЙ

Сам по себе факт сходства очевиден, но специальных наблюдений на детях пока еще недостаточно для проведения точных сопоставлений. Интерес к слуховым и зрительным раздражителям чрезвычайно характерен для маленьких детей, так же как и интерес к открыванию дверей, и особенно дверей, за которыми находятся игрушки. Лишь к одиннадцати месяцам ребенок начинает исследовать окружающие предметы, например стучать одной игрушкой по другим, отмечая разницу в производимых при этом звуках, и т. д. Именно это и есть настоящее исследование среды, как его определяет Пиаже (способности к нему не лишены и обезьяны).

ВЛИЯНИЕ ПОБУЖДЕНИЙ НА ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ И УРОВЕНЬ БОДРСТВОВАНИЯ

Некоторые авторы утверждают, что современные данные об исследовательской активности совершенно опровергают старую концепцию *ослабления потребности* (*или побуждения*), на которой в значительной мере базировалась экспериментальная психология. Суть этой концепции сводится в общих чертах к следующему. Обучение возможно только при наличии у животного какой-нибудь потребности, например в пище или воде. Выполнение определенного поведенческого акта приводит к уменьшению этой потребности, поэтому животное совершает его снова и снова. Поскольку такое уменьшение потребности подкрепляет лишь те действия, которые ему способствуют, другие навыки в сравнении с ними ослабляются.

Какое же место могут занимать побуждения в исследовательской активности животных? Этот вопрос задают современные противники теории ослабления потребности. Ведь обычно исследовательская активность проявляется в максимальной степени именно у тех животных, которые не испытывают ни голода, ни жажды, т. е. у животных, не имеющих никаких определенных побуждений. Можно ли назвать побуждением саму исследовательскую активность? Это другой вопрос. Как отметил Даршен, исследовательская активность слишком сильно отличается от того, что мы называем *побуждением*. Прежде всего, она вызывается слишком разнообразными стимулами, которые объединяет,

по-видимому, только одна общая черта — новизна, степень которой весьма трудно определить. Далее, исследовательская активность производит впечатление неугашаемой реакции, так как ничем кроме общей усталости она не ограничивается. Таким образом, если, как склонны думать большинство ученых, исследовательское поведение представляет собой основу, на которой развиваются другие формы поведения, и если оно само по себе имеет столь важное значение, то теория ослабления потребности в значительной степени утрачивает интерес.

Берлин предложил обобщенную гипотезу, согласно которой всякое снижение уровня бодрствования служит подкреплением.

Эта гипотеза сразу вызвала одно возражение, на которое, впрочем, легко ответить; суть этого возражения сводится к тому, что повышение уровня бодрствования может соответствовать повышению общей активности. На самом деле ничего подобного не происходит. В ретикулярной формации мозга, которая непосредственно связана с регуляцией уровня бодрствования, существуют также и тормозные волокна. По данным физиологии, ретикулярная система может создавать преимущества для одних сенсорных каналов, блокируя другие. Ее влияние состоит не только в повышении общего уровня сенсорной возбудимости. В равной мере она может также оказывать возбуждающее или тормозящее действие на двигательную активность.

Здесь вслед за Торпом Берлин попытался уложить известные факты в прокрустово ложе теории Халла. Согласно этой теории, каждый новый раздражитель вызывает *любопытство* — реакцию, которую можно рассматривать как побуждение. Если раздражитель продолжает возбуждать рецепторы, то любопытство ослабевает. Следовательно, в соответствии с принципами теории Халла всякая активность, подобная исследовательской, которая усиливает стимуляцию и будет подкреплена обычным образом, т. е. путем ослабления потребности (в данном случае любопытства), должна способствовать обучению. Таким способом можно объяснить отличение новых раздражителей от старых, достигаемое без поощрения и подкрепления, что представляет собой весьма специфический вид обучения. Однако эта гипотеза по существу ничего не объясняет, а только заменяет одни неясные понятия другими.

ГЛАВА VII

ОБРАЗОВАНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ ПО ПАВЛОВУ

В этой главе я в значительной мере воспользовался прекрасным обзором Ле Ни (1961). Этот автор справедливо замечает, что условные рефлексы попали в опалу у многих психологов из-за неточности перевода. Русский термин означает *не условный ответ, а условную реакцию.* Для нас рефлекс — это чисто автоматический, механический, сегментарный (замыкающийся на уровне сегментов спинного мозга) акт, который (по определению) не может захватывать весь организм. Для Павлова же рефлекс есть *реакция организма на воздействие внешней среды.* Реакция предполагает взаимодействие целого ряда механизмов, и ее нельзя смешивать с простым рефлексом. Утверждение, что вся психическая активность в конечном счете состоит из условных реакций, основывается на взглядах И. М. Сеченова, одного из учителей Павлова: нет такой психической активности, которая не была бы в конечном счете ответом на какое-то раздражение. Подобное утверждение может вызвать возражения, но отнюдь не с позиций упрощенного понимания рефлекса [1].

Определение. Условнорефлекторная реакция состоит из следующих элементов:

а) безусловной реакции, или врожденного, автоматического ответа организма на воздействие внешней среды (например, слюноотделение — ответ на появление мяса во рту);

б) безусловного раздражителя, который автоматически вызывает безусловнорефлекторную реакцию (например, мясо);

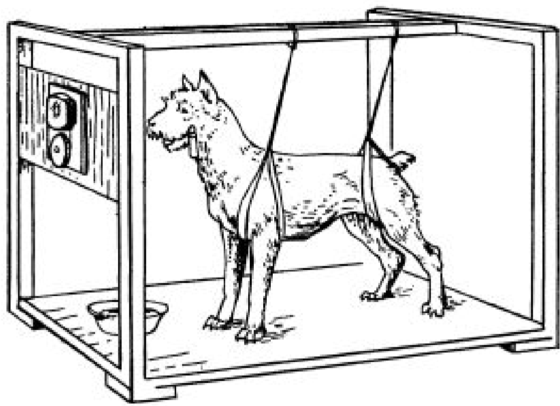
в) индифферентного раздражителя, который не вызывает безусловной реакции (например, звонок);

г) условного раздражителя — то же, что и (в), но после многократных сочетаний с безусловным.

[1] В широком понимании всякая детерминированная реакция независимо от ее сложности может быть названа рефлекторной. Такое представление было введено И. М. Сеченовым, и школа И. П. Павлова продолжает его придерживаться.— *Прим. ред.*

Подкрепление — совокупность обстоятельств, при которых индифферентный раздражитель превращается в условный [1].

Эта схема вызывает целый ряд критических замечаний. Прежде всего, существуют ли нейтральные, индифферентные раздражители [2]? Этот вопрос возникает, в частности, и после работ русских ученых по изучению ориентировочно-исследовательской реакции, или, как теперь говорят, исследовательского поведения, вызываемого не каким-то одним, а многими элементами среды,



Фиг. 64. Павловская установка для изучения условных рефлексов у собак.

так что зачастую нельзя даже сказать, каким именно. Кроме того, преимущественно простоты ради условную и безусловную реакции принято считать идентичными, хотя на деле это не так. Например, когда собаке на язык попадает мясо, она начинает не только выделять слюну, но еще жевать и глотать; при условной же реакции эти два последних акта совершенно отсутствуют. Еще яснее различия между условными и безусловными раздражителями. Нет никаких оснований утверждать, как это делают некоторые авторы, что условный раздражитель просто заменяет безусловный, так что тот становится практически бесполезным. Ведь, как известно, отмена безусловного раздражителя вызывает угасание реакции на условный раздражитель. Как пишет Ле Ни, «условная реакция — это сложный адаптивный ответ, в котором различные элементы находят и сохраняют свое место, а не просто подмена

[1] Подкрепление — это применение безусловнорефлекторного раздражителя после (или во время) действия условного.— *Прим. ред.*

[2] И. П. Павлов многократно указывал, что индифферентных раздражителей не существует, но ввел этот термин как «рабочий». Действительно, звонок не вызывает пищевой реакции и индифферентен для нее до выработки условного рефлекса.— *Прим. ред.*

одного раздражителя другим в то время, как механически срабатывает реакция». Добавим, что Павлов часто называл условный раздражитель «сигналом»; так, звук колокольчика — это сигнал для слюноотделения, или, лучше сказать, появления пищи. Следовательно, условный раздражитель не занимает места безусловного, а образует с ним связь в центральной нервной системе. Именно эта связь, эта новая структура, а не та или другая подмена составляет сущность процесса образования условного рефлекса [1].

Какие реакции могут стать условными? Практически все — и, что особенно важно, вегетативные реакции желудочно-кишечного тракта, секреция, тошнота и рвота, различные вазомоторные реакции, процессы терморегуляции и свертывания крови. Речь здесь идет о поистине новом отделе медицины — кортико-висцеральных патологиях, особенно подробно изученных Быковым и его сотрудниками.

Условия выработки условных рефлексов. Для того чтобы сделать условной какую-то безусловную реакцию, прежде всего необходим соответствующий уровень реактивности животного. Например, у собаки, наевшейся мяса, слюна при виде пищи не выделяется. Необходимо также определенное соотношение во времени («отставление») [2] между условным и безусловным раздражителями. Длительность действия раздражителей и их частичное перекрывание не имеют большого значения; существенна смежность во времени действия условного и безусловного раздражителей. Оптимальный промежуток между ними составляет около половины секунды. Если безусловный раздражитель (мясо) предшествует условному (звук колокольчика), то условный рефлекс, как правило, не вырабатывается.

Для того чтобы выработать условную реакцию, как правило, необходимо *повторное* воздействие сочетания раздражителей. Однако иногда, например при сильном страхе, оказывается достаточно одного сочетания. В общем же число повторений варьирует от нескольких до многих сотен раз.

Побочные и мешающие раздражители. Павлов вынужден был использовать «башню молчания», потому что оказалось чрезвычайно сложным выработать реакцию на один-единственный раздражитель: у собак, например, слюна выделялась при виде белого халата экспериментатора и мелких изменений обстановки, которые сигнализировали о прибытии в экспериментальную камеру. Мало-помалу пришлось автоматизировать опыт, отказавшись от присутствия экспериментатора. Это гораздо более целесообразно, чем способ, избранный американцами, которые система-

[1] Ни сам И. П. Павлов, ни его ученики не говорили о замене безусловного рефлекса условным.— *Прим. ред.*

[2] Отставление — время между началом действия условного раздражителя и моментом присоединения к нему безусловного.— *Прим. ред.*

тически изучают влияние определенного экспериментатора на ход эксперимента не только для высших животных, но даже для таких низкоорганизованных животных, как планарии. И несмотря на то, что протоколирование производится очень точно, а разные экспериментаторы работают, по всей видимости, совершенно одинаково, динамика выработки условного рефлекса разными экспериментаторами оказывается совершенно несравнимой, а почему — неизвестно (особенно когда речь идет о планариях).

Полностью освободиться от посторонних раздражителей не удается практически никогда. Задача сводится к тому, чтобы свести их к минимуму. Именно это и привело к созданию таких искусственных условий эксперимента, крайне далеких от природных.

С другой стороны, всякое вмешательство лишних раздражителей, например даже самое легкое изменение условий опыта, нарушает условную реакцию. Обычно оно приводит к ее ослаблению, а в некоторых случаях — к полному исчезновению. Несомненно, именно вмешательство посторонних внешних раздражителей, влияние которых не удалось исключить, ответственно за колебания в ходе выработки условной реакции. Разумеется, такое же действие могут оказывать и внутренние посторонние раздражители.

Процесс выработки условного рефлекса. Вначале условный раздражитель, предшествующий безусловному, не вызывает никакой реакции. Она появляется после нескольких повторений, число которых различно в каждом случае. Но вот условная реакция появилась один раз. Однако она может снова исчезнуть и появиться только после дополнительных повторений сочетания условного раздражителя с безусловным. Затем условная реакция появляется все чаще и, наконец, стабилизируется на уровне 100%. Ле Ни отмечает, что последователи Павлова в основном не интересуются тем, что происходит между первым появлением условной реакции и ее закреплением. Напротив, специалистов по обучению в лабиринте в первую очередь интересует именно этот вопрос.

Можно выделить три параметра, характеризующих условную реакцию: *латентный период*, т. е. промежуток времени между предъявлением условного сигнала и появлением условной реакции; *амплитуда* ответа, легче всего измеряемая в случае слюноотделительной реакции (вначале появляется лишь несколько капель слюны, а затем ее количество с каждым разом увеличивается); *частота*, которая характеризует число условных реакций в пределах каждого последовательного отрезка времени. Все эти три показателя в совокупности характеризуют «силу» реакции.

Легко убедиться, что сила ответа зависит от *интенсивности условного раздражителя.* Когда раздражитель ослабляется, латентный период увеличивается, а частота и амплитуда уменьшаются, и наоборот. Кроме того, сила условного ответа является функцией числа повторений сочетания условного раздражителя с безусловным [1].

Можно попытаться изучить то, что происходит *до* первого появления условной реакции. В общем принято считать, что первые сочетания раздражителей тоже служат подкреплением и только вследствие этого появляется первая видимая условная реакция. Но каковы в таком случае латентные процессы, происходящие в нервной системе? Видимо, в недалеком будущем мы узнаем это, пока же можно лишь сказать, что повторные воздействия сочетаний раздражителей повышают потенциал возбуждения, снижая тем самым порог реакции.

Исходя из этих двух параметров — потенциала возбуждения и порога реакции, Халл и его последователи попытались осуществить математический анализ условнорефлекторной деятельности. Многие исследователи находят эти понятия слишком неопределенными и вновь и вновь обращаются к нейрофизиологам в надежде получить от них точное объяснение процессов, происходящих в нервной системе при выработке условных рефлексов.

ВИДЫ УСЛОВНЫХ РЕАКЦИЙ

Опыт Конорского и Миллера (1928). Этот опыт состоит в том, что собаку заставляют сгибать лапу, а возникающее при этом афферентное возбуждение «подкрепляют» пищей. После некоторого числа повторений слюна начинает выделяться при сгибании лапы. А затем собака начинает *сама непрерывно сгибать лапу*, останавливаясь только для того, чтобы поесть.

Можно рассматривать это как особый случай дрессировки собаки — собака научается подавать лапу. Однако дело обстоит вовсе не так просто. Прежде всего, можно добиться обратного: если после сгибания лапы вместо мяса собаке давать каплю кислоты, то через некоторое время можно наблюдать спонтанное *разгибание* лапы. Кроме того, Миллер и Конорский отметили, что способ, которым вызывают сгибание лапы (укол, электрическое раздражение), не имеет значения.

Подобные реакции (названные *условными рефлексами второго рода*) существенно отличаются от обычной реакции слюноотделения (*условный рефлекс первого рода*):

а) в рефлексе первого рода условная реакция та же, что и безусловная, или очень похожа на нее; в обоих случаях речь идет

[1] Не обязательно. При слишком частом повторении условнорефлекторного раздражителя может развиться запредельное торможение, которое изменяет интенсивность условнорефлекторной реакции.— *Прим. ред.*

об активности слюнных желез. В рефлексе второго рода безусловная и условная реакции совершенно различны (слюноотделение и сгибание лапы);

б) в рефлексе второго рода ответ определяется типом подкрепления, поскольку в зависимости от того, дают ли собаке мясо или воздействуют на нее кислотой, у нее происходит сгибание лапы или, наоборот, ее разгибание;

в) наконец, при рефлексах второго рода роль эффектора выполняют только поперечнополосатые мышцы, а не органы вегетативной системы, что характерно, как это показал Быков, для условных рефлексов первого рода [1].

Образование инструментальных условных реакций. Опыты Конорского и Миллера позволили ввести важное понятие *инструментального обучения* (инструментального, или оперантного «обусловливания»). Как отметили Хилгард и Марки́, оно отличается от выработки классических условных рефлексов первого рода тем, что индифферентный раздражитель подкрепляется не каждый раз, а только в случае правильной реакции. Этот вид обучения широко распространен в природе и только его и удается непосредственно наблюдать этологам.

К рефлексам второго рода относится и реакция избегания, когда болевое раздражение наносят животному до тех пор, пока оно не выполнит определенного действия, например не нажмет на рычаг.

Купалов предложил интересную модификацию этого эксперимента: он выпускал собаку в комнату, пол которой был разделен на пронумерованные квадраты. В одном углу комнаты располагалась механизированная кормушка. Если кормушка открывалась только тогда, когда собака находилась, скажем, в квадрате 12, то очень скоро собака начинала держаться в основном там. Разумеется, собака не могла прочесть цифру, но у нее образовывалась реакция на определенное место (обнаруженная О. Кёлером у некоторых животных способность обучаться счету представляет собой явление совершенно иного порядка).

Однако можно ли считать, что здесь правомерно говорить об «образовании условных рефлексов»?

Несомненно, условные рефлексы второго рода сильно отличаются от условной реакции слюноотделения. Поэтому некоторые авторы считают необходимым различать эти виды обучения, по всей видимости, лишь отдаленно связанные друг с другом. Другие авторы, напротив, считают, что образованием рефлексов первого и второго рода, а отчасти и поведением, от наиболее сложных до наиболее простых его форм, управляют одни и те же законы.

[1] Сейчас показано, что такой разницы между рефлексами первого и второго рода не существует.— *Прим. ред.*

Приведем некоторые аргументы, заимствованные у сторонников упрощения. При обучении обоих типов необходимо, чтобы подкрепление следовало за реакцией. В противном случае ни рефлекс первого, ни рефлекс второго рода не образуется. И те и другие рефлексы зависят от интервала, отделяющего реакцию от ее подкрепления и от повторения подкрепления. И наконец, кривые, описывающие процесс выработки условных реакций первого и второго рода, совершенно одинаковы, хотя они лишь в самом общем виде отражают ход процесса обучения.

Рефлекс второго рода характеризуется теми же параметрами, о которых шла речь выше: латентным периодом, частотой и амплитудой. Отметим, что вначале потенциал возбуждения реакций второго рода, в которых животному приходится нажимать на рычаг, незначителен. Такая реакция возникает лишь изредка, но коль скоро она появилась, ее потенциал возбуждения постепенно возрастает, а сама реакция начинает доминировать и вытесняет другие формы поведения, например исследовательскую активность, которая сначала была выражена гораздо сильнее. Таким образом, исследовательское поведение вытесняется обычно реакциями с наиболее высоким потенциалом возбуждения.

Ритуализм поведения; «суеверия». Однако было бы наивным антропоморфизмом думать, что крыса или собака действительно учатся нажимать на рычаг. Из этого должно следовать, что крыса улавливает механическую связь между рычагом и дачей пищи, чего на самом деле не происходит. Это хорошо видно в следующих опытах: крысу помещают на решетку, через которую пропускают электрический ток. Для выключения тока крыса должна нажать на рычаг, но, прежде чем научиться этому, она производит, обезумев, массу движений — настоящий танец, во время которого случайно нажимает на рычаг. Оказалось, что когда уже обученная крыса слышит знакомый звонок, который служит сигналом предстоящего электрического раздражения, она совершенно так же начинает танцевать перед рычагом, прежде чем нажать на него; по-видимому, это последнее действие само по себе имеет для нее не большее значение, чем все остальные. Этот типичный ритуализм поведения, несомненно, можно сопоставить с «суеверными» привычками некоторых высших приматов [1]. Причина его, очевидно, заключается в том, что крыса совершенно неспособна путем анализа установить, что из всех ее движений только нажатие на рычаг выключает ток. Так ли обстоит дело, когда задача понятна животному, например когда шимпанзе использует удочку?

[1] Автор называет автоматизм выполняемых животным заученных действий «суеверием» и ритуализмом. Нам кажется, что введение этих терминов в данном случае не совсем оправданно. Термин «ритуалы» применяется этологами в основном при описании различных церемоний, связанных с врожденным поведением, хотя К. Лоренц и употребляет его иногда при описании некоторых навязчивых заученных движений.— *Прим. ред.*

УГАШЕНИЕ

Если перестать подкреплять условную реакцию, будь то слюноотделение, нажатие на рычаг или прохождение лабиринта, то через некоторое время сила реакции уменьшится: латентный период возрастет, а частота и амплитуда понизятся. Ход этого процесса, число неподкрепленных реакций, необходимых для того, чтобы произошло угашение, зависит, разумеется, от типа задачи, вида животного, условий опыта и т. д.

Установлено, что вызвать угасание реакции тем труднее, чем обильнее было подкрепление. Другое, более загадочное явление — существование неугашаемых реакций. Для консолидации следов памяти при обучении необходимо некоторое время, поэтому чем короче перерыв между обучением и угашением, тем легче реакция угасает. Наконец, имеет значение длительность промежутка, разделяющего неподкрепляемые реакции; если он велик, то угашение происходит медленно, и наоборот. Это заставляет вспомнить, что большое значение имеет промежуток между опытами при обучении.

Спонтанное восстановление. Если после того как реакция угашена, животному дать несколько дней отдохнуть, то можно наблюдать *спонтанное восстановление* реакции; условный раздражитель снова начнет вызывать реакцию, хотя и меньшей силы. Однако после немногочисленных опытов с подкреплением (а иногда даже после одного-единственного опыта) интенсивность реакции достигает своего максимума. Чем большим был перерыв, тем лучше восстанавливается реакция, чем длительнее был процесс угашения (т. е. чем больше было опытов без подкрепления), тем хуже она восстанавливается. Это позволяет измерить эффект «сверхугашения», выяснить, как удачно выразился Асратян, что прячется под «невинной маской нуля».

Механизм угасания. Возможность спонтанного восстановления позволяет предположить, что при угашении условная связь не исчезает бесследно. Иначе ее восстановление было бы необъяснимо. Правильнее допустить, что угашение лишь *препятствует ее проявлению за счет развития активного торможения.* Интересно, что во время угасания условной реакции посторонние раздражители (внезапный шум, изменения освещенности) действуют так же, как и при ее образовании, т. е. могут вновь вызвать появление угашенной реакции. Этот эффект Павлов назвал *растормаживанием.* Следовательно, в отсутствие подкрепления сама условная связь не изменяется, но вырабатывается самостоятельный антагонистический механизм. При спонтанном восстановлении эти два механизма как бы противодействуют друг другу, причем торможение снимается быстрее.

Существуют и другие объяснения механизма торможения. О них стоит упомянуть, хотя они не могут соперничать с теорией Павлова.

Вендт и Гатри высказали предположение, что при угасании вырабатывается новая реакция, которая и вытесняет старую. В самом деле, имеются наблюдения, согласно которым при предъявлении условного раздражителя в ходе процесса угашения животное не остается безучастным, но у него появляется какая-нибудь другая реакция. Однако это происходит не всегда, подобные реакции разнообразны и изменчивы, да и никто пока не наблюдал, чтобы условную реакцию заменила какая-либо другая *постоянная* реакция.

Другие авторы, например Маурер, Миллер и Халл, развивают отвергнутую Павловым концепцию *утомления.* Павлов отличал торможение от *утомления* по многим признакам и особо подчеркивал, что угасание тех условных реакций, которые требуют лишь минимальных затрат энергии, происходит совершенно обычным способом, а продолжительное выполнение подкрепляемой условной реакции не ведет к сколько-нибудь заметному ее ослаблению. Кроме того, если после полного угашения реакции один раз подкрепить условный раздражитель, то она сейчас же восстанавливается, часто до первоначального уровня. Если причина угасания — утомление, то как оно может так быстро сниматься?

В подтверждение своей теории Маурер и Миллер приводят следующие факты. Крыс обучали нажимать на рычаг, нагруженный гирями разного веса — от 5 до 80 г, а затем угашали эту реакцию. Оказалось, что быстрее всего угасает реакция нажатия на 80-граммовый рычаг. Авторы вывели из этого заключение, что всякая реакция требует от животного некоторого усилия, а оно в свою очередь порождает *реактивное торможение*, стремящееся помешать повторению этого напряжения. Реактивное торможение отличается от павловского и эквивалентно избирательному утомлению. Согласно Халлу, утомление накапливается в процессе выработки условной реакции, но не проявляется внешне, поскольку его действие гораздо слабее, чем влияние подкрепления (см. ниже, о привыкании).

Значение этих теорий состоит в том, что они привлекли внимание к неоспоримой роли (по преимуществу антагонистической) *напряжения в образовании условного рефлекса.* Но как приложить их к объяснению реакций, которые почти не требуют мышечного напряжения, таких, например, как слюноотделение или реакции сенсорного различения? Как объяснить с помощью этих теорий реакции избегания? Ведь животное при этом должно воздерживаться от реакции при действии раздражителя. Кроме того, если серии неподкрепляемых реакций разделены достаточно длитель-

ными промежутками времени, то утомление и реактивное торможение должны уменьшаться и угасание станет невозможным, что не соответствует действительности.

Угашение и прерывистое подкрепление. Часто оказывается, особенно при исследовании ситуаций, представляющих специальный интерес для этологов, что вознаграждение (или наказание) следует далеко не за каждой реакцией. Что же происходит при таком частичном подкреплении?

Этому вопросу посвящено множество работ, результаты которых приводят к парадоксальному выводу: реакции, выработанные при таком прерывистом подкреплении, не отличаются по силе от тех, которые подкрепляются постоянно, но угашаются они с большим трудом. Например, по данным Вайнштока, в четырех группах крыс, в которых обучение проводили при подкреплении в 100, 80, 50, 30% случаев, скорость угашения оказалась прямо пропорциональной частоте подкрепления.

Скиннер давал подкрепление только после определенного числа правильных реакций. Оказалось, что при регулярном подкреплении (например, через каждые 10 правильных ответов) число правильных ответов уменьшается сразу после подкрепления, а затем возрастает к моменту следующего подкрепления (своего рода предвосхищение). Если же подкрепление было нерегулярным, то это не влияло на распределение правильных реакций. Следует отметить тот весьма неожиданный факт, что относительное число правильных ответов оказалось обратно пропорциональным частоте подкреплений. Например, при одном подкреплении после 100 правильных реакций оно оказалось выше, чем после 10. Можно также распределить подкрепления во времени, не принимая в расчет число правильных ответов. При 10 подкреплениях в час число правильных ответов будет выше, чем при одном.

Все эти факты трудно объяснить. Ле Ни формулирует проблему следующим образом: «Известно, что увеличение абсолютного числа подкреплений повышает прочность условной связи, а уменьшение абсолютного числа подкреплений снижает ее. Как же объяснить, что уменьшение относительного числа подкреплений повышает ее надежность?»

Нужно отметить также, что в этом случае устойчивость реакции в отсутствие подкрепления расходится с другими показателями, с которыми она обычно связана,— с латентным периодом и амплитудой реакции. Прерывистое подкрепление никак не влияет на эти характеристики, избирательно усиливая лишь устойчивость к угашению.

Такая же закономерность обнаружена и для реакции избегания при электрическом раздражении; эта реакция гораздо более стабильна, если раздражение производят нерегулярно, в случайном порядке. Причина, возможно, кроется в том, что при угашении

реакции, выработанной при прерывистом подкреплении или наказании, ситуация меняется для животного меньше, чем при внезапной отмене подкрепления, которое производилось в 100% случаев.

ГЕНЕРАЛИЗАЦИЯ

Приведем пример генерализации. У собаки обычным способом выработана реакция слюноотделения на звук частотой 1000 Гц — ее величина равна 80 ед. Когда собака впервые слышит звук, никогда не подкреплявшийся пищей, она реагирует и на него, причем величина реакции составляет 78 ед. при частоте 700 Гц, 57 ед. при частоте 400 Гц, 49 ед. при частоте 200 Гц и только 29 ед.— при частоте 100 Гц.

Та же закономерность наблюдается и при удалении от частоты 1000 Гц в сторону более высоких частот. Таким образом, зависимость силы реакции от частоты можно выразить колоколообразной кривой с вершиной при той частоте, на которую вырабатывалась условная реакция. Иными словами, раздражители, близкие к условному, как правило, также вызывают реакцию, причем сила ее тем больше, чем ближе эти раздражители к условному (так называемый *градиент генерализации*). Павлов продемонстрировал также многочисленные случаи «межсенсорной» генерализации (примером может служить ситуация, когда условным раздражителем служит, например, звук метронома, а слюна выделяется и при действии света и при тактильном раздражении с помощью касалки).

При инструментальных реакциях также возможна генерализация. Упомянем в этой связи прекрасный эксперимент Гутмана и Калиша (1956), проведенный на голубях: голуби должны были реагировать определенным числом ударов клюва на монохроматический световой раздражитель. Когда затем были испробованы другие монохроматические раздражители, то оказалось, что сила реакции на новые монохроматические раздражители, измеряемая числом ударов клюва, тем меньше, чем сильнее они отличаются по длине волны от условного. И если постепенно изменять длину волны раздражителя, то частота клевков будет так же постепенно меняться.

Если реакции на близкие раздражители не подкреплять, то они угасают, и тем легче, чем сильнее отличаются от основного.

Генерализация и угасание. Угасание может захватить и реакцию на основной условный раздражитель. Например, в опытах Ховленда при выработке кожно-гальванической реакции на электрическое раздражение у человека использовались близкие раздражители — четыре чистых тона постепенно нарастающей высоты. После того как устанавливался постоянный уровень ответов на все четыре раздражителя, избирательно угашали реакцию

на самый высокий или самый низкий тон, а затем проверяли реакцию на три остальных тона. Оказалось, что амплитуда реакции на них уменьшалась. То же явление генерализации наблюдается и при угашении инструментальных реакций.

Генерализация ответа. Кроме афферентной генерализации (появление условной реакции на похожие раздражители) существует также эфферентная генерализация (один раздражитель вызывает близкие ответы). Это явление до сих пор еще недостаточно изучено.

В чем состоит сходство раздражителей? Это не всегда легко объяснить. Проще всего обстоит дело, когда речь идет об *интенсивности* звукового или светового раздражителя, хотя и в этом случае увеличение силы раздражителя усиливает реакцию лишь до известного предела. Но уже с *частотой* звукового раздражителя дело обстоит гораздо сложнее. У крыс и у человека звук, расположенный на октаву выше основного, вызывает реакцию с гораздо более высокой амплитудой, чем реакция на звуки, более близкие к основному по частоте. Нелегко понять и великолепную непрерывность изменений реакции у голубей при постепенном изменении длины волны света в опыте Гутмана и Калиша; ведь эти вариации длины волны света соответствуют скачкообразным изменениям цвета. Как же происходит столь монотонное изменение реакции?

«Семантическая» генерализация. Это несомненно очень важное явление было открыто советскими учеными в 1935 году; оно было детально исследовано Маркосяном в 1957 году. Как известно, свертываемость крови повышается при раздражении электрическим током. Оказалось, что звук метронома, предшествующий электрическому раздражению, может стать условным сигналом повышения свертываемости крови, а у человека она повышается при одном лишь слове «метроном». Свертывание крови в этом последнем случае начинается приблизительно через 70 с, т. е. позднее, чем после самого электрического раздражения или звука метронома (40 с), но раньше, чем в обычных условиях (90 с). Более того, свертываемость крови повышалась и при произнесении близких по звучанию слов — «метроном», «метрострой», «метрополь», «микроскоп».

Результаты многочисленных экспериментов подобного рода свидетельствуют о том, что между предметом и обозначающим его словом образуется связь. Жаль, что на животных такие опыты не проводились (например, небезынтересно было бы выяснить, как собака реагирует на слова, напоминающие по звучанию ее кличку).

Попытки объяснения механизма генерализации. Предложенная Павловым теория *пространственной иррадиации* возбуждения вокруг точки его возникновения не имеет достаточного физиологического обоснования [1]. Согласно гипотезе Конорского, каждый раздражитель вызывает образование в мозгу определенного сочетания возбужденных нервных элементов. Некоторые элементы могут быть общими для сходных раздражителей; степень генерализации будет определяться числом таких общих элементов.

Способность к генерализации является, несомненно, очень важным свойством, поскольку, как отмечает Халл, животное в обычной жизни, в отличие от того, что происходит в эксперименте, никогда не сталкивается со строго константными раздражителями. Если бы способность животных узнавать раздражители была строго ограничена, то правильная реакция была бы невозможна, и, скажем, котенок, научившийся убегать от какой-то одной собаки, легко попался бы в лапы любой другой. Присущая животным способность к генерализации представляет собой необходимое средство *синтеза*.

АНАЛИЗ

Однако не менее велика необходимость в строгом различении раздражителей, т. е. в *анализе*. Теория условных рефлексов объясняет нам, как он осуществляется. Если, например, звук частотой 1200 Гц в отличие от звука частотой 1000 Гц никогда не подкрепляется пищей, то через некоторое время реакция на него ослабевает и ее вызывает только звук частотой 1000 Гц. Можно доказать, что если не подкреплять второй раздражитель, то реакция на него может быть заторможена. Павлов отметил, что для выработки очень тонкого различения лучше сначала предъявлять раздражители, сильно отличающиеся от основного, а затем мало-помалу применять более близкие к нему раздражители. Если сразу предъявлять животному близкие раздражители, то наблюдается устойчивая генерализованная реакция и могут возникать нервные расстройства.

Поразительных результатов можно добиться путем последовательного подкрепления случайных естественных реакций животного, из которых постепенно складывается необычная форма поведения. Например, для того чтобы научить крысу приходить в какое-то определенное место, достаточно сначала дать подкрепление при повороте головы в нужную сторону, потом — при первых шагах в этом направлении и т. д., пытаясь одновременно направлять соответствующим образом ее движения. С помощью этого метода Скиннеру удалось научить голубей играть в пинг-

[1] В пользу концепции И. П. Павлова говорят некоторые электрофизиологические исследования, в частности данные о градуальном уменьшении порога электровозбудимости коры при удалении от первичного очага условного рефлекса.— *Прим. ред.*

понг, а его крысы, например, могли подтянуть к себе с помощью бечевки бильярдный шар, взять его в передние лапы и засунуть в трубку, расположенную на 5 см выше пола клетки.

ТЕОРИИ

Спенс и Халл о механизме различения. Теории Спенса и Халла (наиболее известные теории различения) характеризуются в значительной степени формализованным подходом, что может отпугнуть иных физиологов. Теории эти особенно интересны тем, что несколько уточняют идеи Павлова.

Их авторы исходят из того, что при выработке условнорефлекторной реакции постепенно образуется некоторый *потенциал возбуждения*. Величина потенциалов возбуждения, развивающихся при действии близких раздражителей, зависит от степени сходства раздражителей. Применение *неподкрепляемого раздражителя*, более или менее схожего с первым, приводит к развитию *потенциала торможения*, который ослабляет потенциал возбуждения. *Эффективный потенциал возбуждения*, представляющий собой алгебраическую сумму этих двух величин, может быть выше или ниже порога реакции. Потенциал торможения также подвержен генерализации. Величина потенциала для каждого раздражителя есть функция степени сходства этого раздражителя с неподкрепляемым раздражителем. Здесь нам придется привести некоторые обозначения, применявшиеся Халлом. Пусть E — потенциал возбуждения (${}_sE_r$ по Халлу), а I (или ${}_sI_r$) — потенциал торможения. Тогда эффективный потенциал E_0 для каждого раздражителя можно рассчитать по формуле $E_0 = E - I$. Вопреки ожиданиям Халла этот метод не позволяет дать точные количественные оценки E и I; с его помощью удается лишь определить, каков порядок этих величин в большинстве случаев.

Теория различения при помощи торможения вызвала много возражений, так как она исходила из представлений о различении как о *непрерывном* процессе, тогда как «гештальтисты» [1] и Лешли придерживаются гипотезы о его *прерывистости*.

Прерывистость и непрерывность. В свете представлений Халла реакции крысы в лабиринте зависят от общего числа подкрепленных связей раздражитель — реакция. В этом и состоит сущность теории непрерывности различения. Сторонники теории прерывистости утверждают, напротив, что крыса в лабиринте сначала реагирует только на некоторые раздражители, причем не обязательно на те, которые ей «подсовывает» экспериментатор. Кречевский полагает, что в начальный период обучения она строит

[1] От немецкого слова Gestalt, что означает «образ»; гештальтисты — сторонники представления, согласно которому восприятие целого опережает восприятие его частей.— *Прим. перев.*

«гипотезы»; так, например, крыса сначала будет заходить во все освещенные тупики лабиринта, систематически избегая неосвещенных, даже если ни те, ни другие не связаны с конечной целью обучения. (Сходным образом ведет себя и человек, очутившись в непривычной для него ситуации.) Если эта «гипотеза» себя не оправдывает, животное пробует другую.

Один из аргументов гештальтистов состоит в том, что животные гораздо лучше улавливают *относительные* различия, чем *абсолютные*. Многочисленные опыты, в том числе на беспозвоночных, показывают, что животное может довольно легко научиться отличать более темный квадрат от более светлого даже в том случае, если показывать ему квадраты, сильно отличающиеся по оттенку от использованных при обучении. Животному достаточно, если один квадрат светлее другого. Напротив, выбор какого-то определенного серого квадрата из остальных серых (абсолютный выбор) очень затруднен и не всегда удается не только крысам, но и другим животным. В отличие от гештальтистов Спенс полагает, что явление относительного выбора может быть объяснено взаимодействием двух градиентов генерализации — возбудительного и тормозного, которые соответствуют положительному и отрицательному раздражителям. Он утверждает, что отношение между раздражителями может и не восприниматься, хотя было бы рискованно утверждать, что оно не воспринимается никогда. В некоторых случаях это, несомненно, происходит, но здесь играет роль какой-то особый механизм, не укладывающийся в павловскую схему условного рефлекса, хотя и не противоречащий ей.

Было высказано предположение, что эти противоположные теории можно проверить следующим способом: начать вырабатывать у животных простую реакцию различения, но еще до того, как она будет выработана, начать подкреплять ранее не подкреплявшиеся раздражители или наоборот. По теории прерывистости это не должно влиять на ход обучения, если животное еще не выработало правильной гипотезы; согласно же теории непрерывности, ход обучения должен был замедляться.

Опыты не дали однозначных результатов. Оказалось, что результаты в значительной степени зависят от постановки опыта, от того, насколько раздражители различаются между собой, от характера подкрепления и т. д. В зависимости от всего этого их можно было расценить как свидетельство в пользу той или другой теории.

Некоторые эксперименты Лешли и Кречевского, свидетельствовавшие, казалось, в пользу теории прерывистости, не подтвердились при увеличении числа подопытных животных. Так, Лешли и Уэйд обучали обезьян находить пищу под раздражителем определенной формы (А), а затем им предлагали второй раздражитель (Б), причем у половины животных реакцию на раздражи-

тель Б подкрепляли, а реакцию на А — нет (группа I); для остальных А по-прежнему оставался положительным (подкрепляемым) раздражителем, а Б не подкреплялся (группа II). Согласно предположению о прерывистости процесса различения, обе группы должны были испытывать при этом одинаковые трудности, поскольку животным приходилось менять гипотезу. Исходя же из теории непрерывности, можно было ожидать, что различение выработается быстрее у обезьян, для которых А остается по-прежнему положительным раздражителем. Однако в опытах Лешли и Уэйда никаких различий между группами не было обнаружено. В то же время Уоррен и Брукшир (1956), поставившие на 20 обезьянах опыт, используя сходную, но более усовершенствованную методику, наблюдали ускорение обучения в группе II, что подтверждает теорию непрерывности (число ошибок у обезьян группы II оказалось в 2 раза меньше, чем у обезьян группы I).

Добавим, что в опытах Павлова с применением метронома *относительное дифференцирование производится лучше, чем абсолютное*. Несомненно, собаки отличают 100 ударов метронома в минуту от 96 на основе сопоставления, иначе пришлось бы признать, что они умеют считать. Интересно, что, когда такая дифференцировка прочно выработана, собака может начать различать и дискретные световые раздражители (вспышки), следующие друг за другом с той же частотой.

Системы раздражителей. Реакции (преимущественно в естественных условиях) на сложные системы раздражителей или же на относительно простые раздражители, по-разному действующие в зависимости от обстановки, также служат предметом этологии. Эти явления учитывали и сам Павлов, и его последователи, пытавшиеся включить их в систему своих теоретических построений. Например, они вырабатывали *одну и ту же условную реакцию на два разных раздражителя*, предъявляемых последовательно, а затем предъявляли их одновременно. Реакция на совокупность раздражителей была, как правило, интенсивнее, чем на каждый из них в отдельности, но слабее, чем если бы эти реакции складывались. Если же вырабатывать реакцию на два раздражителя, применяемые одновременно, а потом испытывать их по отдельности, как это делал Палладин, то оказывается, что один из них вызовет почти полную реакцию, другой же не вызовет практически никакой реакции. Такая закономерность обнаружилась не только для тактильного и холодового раздражения кожи, как в опыте Палладина, но и для любых сочетаний раздражителей.

Еще нагляднее эта зависимость проявляется при развитии некоторых видов *внутреннего торможения*. Например, Павлов сначала вырабатывал у собаки реакцию слюноотделения на звук метронома и ее торможение на звук метронома в сочетании со свистком. Оказалось, что впоследствии свисток вызывает торможение

условных реакций и на другие раздражители, например тактильные. Таким образом, свисток приобретает значение тормозного раздражителя, который действует как таковой в разных ситуациях. Павлов назвал его *условным тормозом*.

Аналогичным образом *сигнальное значение комплекса раздражителей может измениться в зависимости от одного из элементов комплекса*. Асратян показал, что таким путем можно вызывать перестройку условнорефлекторных связей в соответствии с окружающей обстановкой. Он обучал собак по-разному реагировать на один и тот же раздражитель в зависимости от того, в какой комнате производился опыт. Например, в одной комнате у собак вырабатывали реакцию слюноотделения с отставлением 15 с, а в другой — с отставлением 1...2 мин. В опытах, проведенных совместно с Сахиулиной, собак обучали в одной и той же комнате на один и тот же звуковой раздражитель утром поднимать правую лапу, а днем — левую. Это достигалось сочетанием пищевого подкрепления с электрическим раздражением.

У животных могут также вырабатываться условные реакции на комплексы раздражителей, связанных между собой определенными *временными отношениями*. Например, в опытах Иванова-Смоленского собаки отличали последовательность раздражителей — шепот, *высокий звук*, *низкий звук*, колокольчик,— которая подкреплялась, от неподкреплявшейся последовательности — шепот, *низкий звук*, *высокий звук*, колокольчик.

Динамические стереотипы. Павлов всегда особо подчеркивал, что в высшей нервной деятельности анализ неотделим от синтеза. Поэтому если применять в определенном порядке несколько условных раздражителей, каждый из которых вызывает свою реакцию, то можно увидеть, что и соответствующие им реакции будут осуществляться в том же порядке, даже если пропустить один или несколько раздражителей, но, разумеется, не первый. Это свойство высшей нервной деятельности Павлов назвал *динамической стереотипией*. Оно представляет собой механизм, действующий автоматически после того, как он сформировался. Может показаться, что явление динамической стереотипии противоречит результатам только что упоминавшихся опытов Иванова-Смоленского, однако в действительности это не так; дело в том, что он добивался различения двух последовательностей раздражителей при помощи разного подкрепления, тогда как при формировании динамического стереотипа такая цель не ставилась.

СОПОСТАВЛЕНИЕ С ПОДХОДОМ ЛОРЕНЦА

Здесь само собой напрашивается сопоставление павловских приемов анализа сложных ситуаций и реакций животного на них с теми трактовками, которые дают им Лоренц и другие этологи.

Принципиальных различий здесь нет, если не считать некоторых особенностей методического подхода, которые, однако, могут оказаться более важными для будущих заключений, чем можно было бы думать. Прежде всего следует отметить, что опыты Павлова проводились в жестко ограниченных, искусственных условиях, когда один произвольно взятый раздражитель связывали с другим произвольно взятым раздражителем, не задумываясь над тем, имеют ли они какой-то смысл для животного. Этологи, наоборот, прежде всего изучают реакцию на естественные раздражители, имеющие важное значение для животного (например, на брачного партнера в период повышенной половой возбудимости). С точки зрения этолога изучать поведение, столь далекое от естественного,— дело рискованное, поскольку можно придать слишком большое значение временным, преходящим, соответствующим искусственной обстановке эксперимента механизмам, которыми животное *на самом деле не пользуется.*

Приведем в качестве примера все тот же динамический стереотип. Во время брачной церемонии сложные действия самца должны вызывать сложные реакции самки, причем видоизменение тех или иных фрагментов поведения (например, нападение на партнера перед спариванием) не нарушает осуществления стереотипа. Этологи обнаружили очень интересную особенность этого вида стереотипного поведения. Если какое-то звено в цепи предшествующих спариванию реакций выражено очень слабо или вообще отсутствует, то его можно заменить или дополнить за счет какого-то другого звена. Например, если самцу бабочки-бархатницы (*Eumenes semele*) показать слишком светлую модель самки, то он не будет ее преследовать. Для того чтобы вызвать реакцию с его стороны, приходится передвигать эту модель гораздо быстрее, чем обычно движется бабочка. Если же модель имеет обычный желто-коричневый цвет, то достаточно нескольких движений, чтобы побудить самца к ее преследованию.

В приведенном случае действует стереотип с естественной структурой, имеющий врожденный механизм.

МОТИВАЦИЯ И ПОДКРЕПЛЕНИЕ

Мы уже видели, что условнорефлекторная реакция осуществляется только в том случае, если животное находится *в соответствующем состоянии.* Например, у сытой собаки слюна при виде пищи не выделяется. Для обозначения такого состояния обычно применяют термин *мотивация.* Последователи Павлова его практически не используют и предпочитают говорить о функциональном состоянии организма, подразумевая под этим не только изменения, вызванные наличием или отсутствием мотивации, но также изменения, возникающие при введении фармакологических препаратов, при утомлении, а также при некоторых заболеваниях.

Мотивация, несомненно, связана с потребностью, но, как отмечает Ле Ни, «...между ними нельзя ставить знак равенства. Мотивация — это определенное состояние организма или его части (например, низкое содержание глюкозы в крови или повреждение некоторых тканей в результате ожога), тогда как потребность – это состояние нервной системы, которое является прямым или косвенным (действующим через посредство раздражителей) результатом мотивации и побуждает организм к активности... Связь между мотивацией и потребностью сложна, и лишь для удобства изложения можно принять, что эта зависимость имеет простой, линейный характер...»

Влияние мотивации на уже выработанные условные реакции. Если обученному, но сытому животному предъявить условный раздражитель, то сила условной реакции слюноотделения составит всего 25%, а иногда даже 5% величины, отмечаемой у того же животного после суточной голодовки. Поскольку безусловная реакция ослабевает в той же мере, что и условная, обычно перед опытом проверяют интенсивность безусловной реакции слюноотделения. В принципе та же зависимость характерна и для инструментального обучения, только прямое измерение силы мотивации здесь невозможно, так как безусловная реакция отсутствует. Приходится поэтому ограничиваться сравнением групп животных с разным уровнем мотивации.

Роль мотивации в выработке условных реакций. Вопрос этот довольно сложен, поскольку условные реакции без мотивации не вырабатываются и довольно трудно отделить здесь одно от другого.

Халл занимал по этому вопросу весьма четкую позицию, как это вообще характерно для него. Он считал, что *снижение мотивации служит подкреплением* условной реакции и что именно в этом — сущность связи между индифферентным раздражителем и безусловной реакцией. Например, когда голодное животное ест, у него ослабляется мотивация и устанавливается связь между актом еды и обстановкой, в которой он происходит. Халл в 1943 году описал это следующим образом: «Если реакция R совпадает во времени с афферентной импульсацией s, появляющейся в результате воздействия на рецепторы какой-то возбуждающей энергии S, и сопровождается уменьшением соответствующей потребности, то способность этих афферентных раздражителей вызывать в таких же условиях данную реакцию возрастает».

Однако анализ экспериментальных данных показывает, что ослабление потребности происходит далеко не во всех случаях.

Так, например, в лаборатории самого Павлова была показана возможность образования связи между двумя индифферентными

раздражителями. Позднее Брогден провел такой эксперимент. Вначале он предъявлял животным два раздражителя — звук и свет, не подкрепляя ни один из них; после этого он вырабатывал условную реакцию на один из раздражителей (например, на свет) и убедился в том, что реакцию будет вызывать и второй раздражитель. У собак такие реакции вырабатываются так же хорошо, как и у людей.

Выяснилось, что даже электрические реакции коры можно сделать условными. Известно, например, что свет в отличие от звука вызывает депрессию коркового α-ритма. Если же звук регулярно будет предшествовать действию света, то после некоторого числа повторений он сам начнет вызывать ту же реакцию. Эти примеры свидетельствуют о том, что *связь между двумя раздражителями может образоваться и без всякого подкрепления*[1].

Для того чтобы оценить влияние уровня мотивации, сравнивали интенсивность условных реакций после более или менее длительного голодания. Оказалось, что при увеличении времени голодания от 1 до 6 ч условная реакция усиливается в большей степени, чем в дальнейшем; это ослабление реакции при более длительной голодовке, несомненно, связано с истощением организма[2]. Известно также, что угашение условных реакций происходит тем труднее, чем сильнее мотивация. Эта зависимость обнаружена не только для «положительных» мотиваций разных типов (голод, жажда, половое возбуждение), но и для «отрицательных» (при изучении влияния интенсивности электрического раздражения на реакцию избегания).

НЕВРОЗЫ. НЕКОТОРЫЕ ПОНЯТИЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ПСИХИАТРИИ

Экспериментальные неврозы детально изучены учениками и последователями Павлова. Впервые экспериментальный невроз был описан в 1912 году Ерофеевой, вызывавшей у собак слюноотделение в ответ на электрическое раздражение кожи. Сначала собаку раздражали слабым током, но по мере упрочения условной реакции его увеличивали. Тем не менее в момент раздражения собака не обнаруживала никаких признаков страха или боли, а спокойно виляла хвостом и облизывалась в ожидании пищи, так что ее поведение расценивали даже как некое проявление мазохизма. Но когда электроды переместили, у собаки появилась оборонительная реакция, сопровождавшаяся сильным возбуждением, так что опыты пришлось прекратить на несколько месяцев. Другой случай невроза наблюдала в своих опытах Крестовникова (1921), которая вырабатывала у собак все более тонкую способность различать две геометрические фигуры — круг и эллипс. Когда собаке показали эллипс, совсем мало отличающийся от круга, она пришла в сильное возбуждение. Пришлось надолго прекратить опыты, чтобы животное пришло в норму.

В опытах Розенталя (1923) в качестве условного раздражителя использовали касалку, прикрепленную в определенном месте тела. Сначала собаку обучали отличать редкие касания (12 раз за 30 с), после которых давалось подкрепление, от частых касаний (30 раз за 30 с). Если затем обе серии раздражений следовали одна за другой, то рефлекс исчезал полностью, а животное на несколько месяцев становилось вялым и сонливым. В опытах Рикмана (1924) неврозы вызывались сверхсильными раздражителями (вспышки огня, неожиданные и пугающие предметы, свечение платформы, на которой находилась собака, и т. д.). После сильного испуга, вызванного этим шоком, все условные реакции исчезали и восстанавливались не ранее чем через две недели.

Позднее эти работы были повторены американскими исследователями, использовавшими аналогичную методику. Лиделл описал сходные формы неврозов у овец, а Гент вслед за Рикманом одним из первых обнаружил типологические различия в поведении трех собак. Так, например, у собаки Фрица при выработке способности все более и более тонко дифференцировать два звука разной высоты возникало в конце концов лишь небольшое беспокойство (лай, одышка). Петер, более игривая и активная собака, в той же ситуации обнаружил более выраженное расстройство, с воем отказываясь входить в экспериментальную камеру; но его поведение пришло в норму после короткого отдыха. Наконец, у Ника, такой же активной и игривой собаки, как Петер, появились чрезвычайно значительные отклонения в поведении, вплоть до отказа от еды в экспериментальной камере. Нормальное поведение в камере у нее не восстановилось даже после продолжительного отдыха. Совершенно аналогичные типы изменений наблюдал Кук у крыс.

АУДИОГЕННАЯ ЭПИЛЕПСИЯ

Сильный звуковой раздражитель, часто применявшийся для получения неврозов по Рикману, может вызвать у крыс эпилептический припадок. Нечувствительные животные после некоторого *латентного* периода начинают умываться, и этим ограничивается вся их реакция. У чувствительных животных развивается

[1] Едва ли этот пример правилен. Вспышки света вызывают безусловнорефлекторное торможение α-ритма человека; поэтому свет нельзя рассматривать как индифферентный для α-активности раздражитель.— *Прим. ред.*

[2] Павловская школа объясняет это развитием запредельного торможения.— *Прим. ред.*

беспорядочное двигательное возбуждение, они быстро бегают по камере, бросаются на стены. Двигательное возбуждение может переходить в судороги, как клонические, так и тонические. После припадка животные впадают в кататоническое состояние, но постепенно приходят в себя.

Факторы, влияющие на чувствительность к звуковым раздражителям. Предрасположенность к аудиогенной эпилепсии наследственно обусловлена, поэтому удалось вывести линии мышей, в 100% случаев устойчивых или, наоборот, чувствительных к звуковым раздражителям. Однако чувствительность зависит от многих других факторов, в частности от возраста: у крыс она максимальна в трехнедельном возрасте, а к 20 мес пропадает полностью; у мышей максимальная чувствительность наблюдается между 30-м и 50-м днем. Она может изменяться и под влиянием различных внешних факторов. Так, если фиксировать животное или, наоборот, дать ему возможность убежать из клетки или же усилить его активность с помощью беличьего колеса, то чувствительность ослабевает или исчезает полностью [1]. Хохоловой (1962) удалось снизить чувствительность крыс к звуку, подвергая их предварительно многократному воздействию звукового раздражения подпороговой длительности. При этом появляется адаптация и припадки не возникают даже при более длительном звуковом раздражении.

ОБЩИЕ НАРУШЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ НЕВРОЗАХ

Общая активность у животных с хроническим неврозом может быть резко повышена или понижена (до полной прострации). Условнорефлекторная деятельность нарушается, и ее исчезновение служит одним из критериев появления невроза. *Аппетит* может быть резко повышен или, наоборот, может полностью отсутствовать. *Возбудимость* резко повышается: животные, в норме очень спокойные и даже общительные, становятся пугливыми, не даются в руки и вздрагивают от малейшего шума. В некоторых случаях наблюдаются так называемые *фобии* и *навязчивые движения.* Кошки, подвергавшиеся раздражению током при нажатии на педаль, начинают бояться не только педали, но и любого похожего предмета. Крысы, получившие удар током во время питья, пьют потом всегда в одном и том же месте, принимая одну и ту же странную позу.

[1] У крыс линии КМ, полученных Крушинским и Молодкиной путем отбора по признаку высокой чувствительности к звуковому раздражителю, припадок развивается и в фиксированном состоянии, что позволяет изучать у них ЭЭГ и активность отдельных нейронов.— *Прим. ред.*

Неврозы обычно нарушают групповые отношения: как правило, животные-невротики опускаются ниже по иерархической лестнице. Очень интересное наблюдение сделано в отношении крыс с нарушением условнорефлекторного питьевого поведения. Оказалось, что если крысы-невротики видят, как в их присутствии пьют нормальные крысы, то реакция на воду может постепенно восстановиться, причем они будут пить в том же самом месте и приняв ту же самую позу, что и нормальные крысы. Это позволило некоторым авторам высказать предположение, что у крыс по крайней мере в зачатке существует способность «отождествлять» себя с другими крысами.

Психосоматические проявления неврозов весьма многообразны. Это могут быть экземы, отиты, фурункулез и даже злокачественные опухоли. По данным Петровой, канцерогенные вещества гораздо легче вызывают папилломы у крыс-невротиков [1]. У обезьян-невротиков, по данным Брейди (1958), часто развивается язва желудка. Особенно интересно следующее его наблюдение: язва желудка развивалась у той из двух обезьян, которая имела возможность предотвращать электрическое раздражение, нажимая на рычаг. Длительное нервное напряжение может вызвать у крыс язву желудка (Бонфис), а у обезьян — инфаркт миокарда (Уткин, 1960).

Терапия. Психотерапия неврозов животных изучена мало. Она состоит в том, чтобы указать больному животному способ преодоления его расстройства, причем эту услугу ему может оказать другое, нормальное животное.

Психотропные вещества дают весьма посредственный результат (за исключением амизила). Определенный эффект оказывают отдых и лечение сном, тогда как лечение инсулином и электрошоком ведет лишь к временному исчезновению расстройств [2].

Хирургическое лечение, которое сводится к нарушению связей

[1] В работе М. К. Петровой, проведенной совместно с А. К. Воскресенской, была обнаружена бóльшая по сравнению с контролем частота возникновения папиллом у собак (а не у крыс) со срывами высшей нервной деятельности. Однако сделанный на основании этих опытов вывод о роли систематического возбуждения нервной системы в канцерогенезе ставится под сомнение, так как частота возникновения опухолей при подкожном введении канцерогена у крыс высокочувствительной к звуку линии КМ была одинаковой при ежедневном звуковом раздражении и без него (контроль).— *Прим. ред.*

[2] Учениками И. П. Павлова (особенно М. К. Петровой) были проведены многочисленные исследования, показавшие, что благоприятное терапевтическое действие оказывает бром, особенно в сочетании с небольшими дозами кофеина. Опыты, проведенные на животных, позволили И. П. Павлову составить микстуру для лечения людей, страдающих неврозами. Помимо амизила, хорошее терапевтическое действие оказывает мепробамат и другие современные психотропные средства.— *Прим. ред.*

между лобными долями и ядрами таламуса, ослабляет невротические симптомы, но одновременно нарушает и адаптивность поведения. «Психохирургия» оказалась в конечном счете малоэффективной, так как эффект достигается за счет общего нарушения реактивности.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ НЕВРОЗЫ ЖИВОТНЫХ И НЕВРОЗЫ ЧЕЛОВЕКА

Бихевиористы считают, что между экспериментальными неврозами животных и неврозами человека нет никакой разницы. Точка зрения философов-психологов, согласно которой неврозы животных — это всего лишь экспериментальная забава, не имеющая никакого отношения к поведению человека, представляет собой другую крайность. Для бихевиористов неврозы есть результат беспокойства и конфликта при обучении. Но школа «психодинамистов», к которой принадлежат Массерман и Майер, не уделяет обучению места в развитии неврозов, придавая решающее значение «фрустрации»— состоянию напряжения, возникающего тогда, когда та или иная потребность не может быть удовлетворена. Для животного в таком состоянии характерны фиксация, регрессия и различные стереотипные действия, тогда как в состоянии мотивации его поведение зависит от обучения (Майер).

Детальное сравнение симптомов и причин неврозов у животных и человека провел Конье.

Симптомы. Если не считать нарушений в сфере мышления, то в остальном симптомы неврозов человека и животных кажутся чрезвычайно сходными.

Согласно Конье, *этиология* неврозов различна; следует различать два основных типа неврозов: *реактивные расстройства* (или травматические неврозы) и собственно неврозы (неврозы, связанные с предшествующей жизнью).

Люди и животные в равной мере рискуют получить неврозы первого типа, которые развиваются после самых разнообразных травм, после сильного и резкого раздражения (катастрофа, слишком продолжительное эмоциональное напряжение, слишком однообразная обстановка и т. д.).

Однако более распространены неврозы второго типа, обусловленные событиями предшествующей жизни. Причиной такого невроза может оказаться конфликт с окружающими, особенно с отцом и матерью в самом раннем детстве. Такие неврозы долгое время считались чисто человеческими, поскольку экспериментаторы, как правило, имели дело с взрослыми животными. Однако в последнее время появились многочисленные экспериментальные данные, свидетельствующие о том, насколько серьезные последствия могут иметь, казалось бы, вполне безобидные манипуляции

с крысятами и щенками. Поэтому, видимо, вполне возможно сравнивать человека и животных также и в том, что касается неврозов второго типа.

Типологические особенности животных. Полезно также сопоставление *индивидуальных* особенностей животных и человека. Пример мы уже видели в случае неврозов у собак. Павлов высказал гипотезу о существовании четырех типов нервной деятельности (у собак), которые он классифицировал в зависимости от соотношения трех показателей:

1) *сила* нервной системы, т. е. степень возбуждения и торможения, которую организм способен перенести, так чтобы при этом не возникали длительные нарушения;

2) *уравновешенность* процессов возбуждения и торможения;

3) *подвижность*, т. е. легкость перехода возбуждения в торможение и наоборот.

Собаки первого, *слабого*, типа (меланхолики по Гиппократу) быстро истощаются при монотонном или продолжительном раздражении.

Животные второго типа, *сильного*, подразделяются на три подтипа:

а) сильный неуравновешенный (возбуждение преобладает над торможением — холерик по Гиппократу);

б) сильный уравновешенный (возбуждение и торможение одинаково сильны, но постоянное возбуждение с трудом сменяется постоянным торможением и наоборот — флегматик по Гиппократу);

в) сильный уравновешенный, подвижный (состояние возбуждения переходит в торможение легче, чем у флегматика — сангвиник по Гиппократу).

Эти типы высшей нервной деятельности есть и у человека, с поправкой на существование второй сигнальной системы.

ВЛИЯНИЕ СРЕДЫ

Во время войны Крушинский на служебных собаках, предназначенных для армии, показал, как сильно влияют условия воспитания на проявление пассивной (бегство) и активной формы оборонительного поведения. Сходные результаты получили впоследствии американские исследователи. Так, Бенье-Нуаро (1958) установил, что мыши, выкормленные с детства без матери, более агрессивны, чем обычно. Деленберг, Стефенс и Оттингер (1962—1963) показали, что возбудимость крысят зависит от возбудимости матери и может значительно изменяться, если их часто подсаживать к другим крысам. Шанель и Конье (1963) также наблюдали значительные различия в поведении крыс, сразу после рождения или чуть позже подсаженных в другие пометы.

ДВА ПРИМЕРА ОБУЧЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ОРГАНИЗАЦИИ

ОБУЧЕНИЕ У ОБЕЗЬЯН

Аддитивность раздражителей. Харлоу удалось показать, что свободно лежащие предметы, даже довольно сложные, обезьяны выучиваются различать быстрее, чем предметы, прикрепленные к столу или нарисованные на бумаге. По-видимому, здесь играет роль объемность предмета и возможность манипулировать с ним. Обучение происходит быстрее и в том случае, если предметы различаются только по двум или даже по какому-то одному признаку, а не по нескольким сразу (цвет, форма, размер). Очень важен для обезьян цвет. Уоррену (1954) удалось показать, что если введение дополнительных раздражителей не дает определенных результатов, то *исключение* раздражителей во время обучения вызывает некоторую растерянность животного.

Пространственная близость раздражителя и подкрепления может оказать очень существенное влияние на ход обучения. Часто реакция не вырабатывается, если раздражитель расположен всего в нескольких десятках сантиметров от места, где дается подкрепление. Впрочем, результат до некоторой степени зависит от способа предъявления раздражителя, и в ряде случаев удалось добиться успеха и тогда, когда раздражитель находился на незначительном расстоянии от подкрепления. Опыты на макаках показывают, что гораздо большее значение имеет смежность раздражителя не с подкреплением, а с реакцией животного. Так, например, когда обезьян обучали выбирать карты определенного цвета, помещая на них приманку, выяснилось, что размер карты не оказывал влияния на ход обучения, тогда как кайма могла значительно изменить его. Решающую роль играла здесь первоначальная реакция обезьяны: если она дотрагивалась до белой каймы раньше, чем до красного центра, то впредь ее привлекал именно белый цвет, на красный же она не обращала внимания. Есть и другие доказательства того, что решающее значение имеет именно смежность раздражителя и реакции, а не раздражителя и подкрепления (подкрепление может производиться в любом месте).

Серийное обучение. Более двадцати лет назад Харлоу установил, что обезьяны обучаются более эффективно, если их заставлять решать одну за другой разнообразные задачи на различение. При этом прогресс в обучении настолько закономерен, что это явление привлекло к себе в последние годы внимание многих американских исследователей. Обезьяны постепенно выучиваются очень быстро (иногда с первой же попытки) решать простые задачи,

или, как называет это Харлоу, у них формируется установка обучения. В серию предъявляемых животному задач могут входить и «переделки», когда его заставляют выбирать предмет, который оно только что научилось оставлять без внимания. Можно сказать, что в этом случае животное должно «научиться быстро разучиваться».

Обезьянам можно предъявлять и по нескольку предметов, заставляя выбирать их, например, по два сразу. Результат обучения улучшается от этапа к этапу. При такой форме опыта нет необходимости подкреплять каждую реакцию, да и количество пищи, предлагаемой в качестве подкрепления, не играет существенной роли. Подобные факты, очевидно, противоречат гипотезе о ведущей роли ослабления потребности при обучении.

Характерное свойство установки обучения — ее устойчивость. Браун (1952), например, описал случай, когда она сохранялась около 8 нед (и это далеко не единственный случай). Считается, что установка обучения — явление по преимуществу долговременное.

Что касается ошибок при серийном обучении, то они зависят главным образом от склонностей животного: обезьяны, как известно, обычно избегают больших, неустойчивых или блестящих металлических предметов с острыми углами. Кроме того, следует учитывать склонность обезьян играть сразу со всеми предметами, которые им предоставили для выбора. Сам факт первого прикосновения к предмету, как мы уже упоминали, также может в значительной степени влиять на ход обучения.

Очень важно отметить, что выработка установки обучения позволяет животным правильно дифференцировать раздражители уже после двух предъявлений.

Отсроченные реакции. Обезьяны хорошо запоминают местонахождение пищи, положенной на их глазах экспериментатором в кормушку, даже если проходит некоторое время, прежде чем им разрешат подойти к ней. В данном случае возможно обучение; число правильных реакций значительно возрастает, если длительность задержки систематически увеличивать, а не изменять ее случайным образом.

По максимальной длительности задержки, при которой еще происходит обучение, разные виды весьма значительно различаются между собой. Макаки-резусы, например, успешно справляются с задачей при гораздо более длительных задержках, чем мартышки. Отвлечение внимания во время задержки мешает обучению так же, как и рассеянность некоторых животных. Флетчер полагает, что обезьян можно разделить на «сосредоточенных», которые не отрывают глаз от кормушки, где спрятан корм, и «рассеянных», которые отвлекаются (у этих последних результат гораздо хуже). Повреждения лобных долей, усиливающие диф-

фузную активность животного, ухудшают выполнение отсроченных реакций. Положение тела по отношению к кормушке во время задержки влияет на реакции у низших обезьян, но уже у макак-резусов оно не играет никакой роли.

Отсроченные реакции имеют те же свойства, что и остальные виды обучения: они зависят от величины вознаграждения и от «концентрации» опытов — постепенное обучение, как и в других случаях, дает лучший результат, чем «массированное».

Образование ассоциаций (Френч). Это один из самых трудных видов обучения. Животному предъявляется несколько раздражителей для различения и несколько предметов для манипулирования, причем эти предметы связаны либо между собой, либо с определенной ситуацией. Приведем для примера несколько таких задач.

Непространственное различение. Животному показывают предметы А и Б. Если предмет А предъявляется в каком-то положении x (например, на красной подставке), то под ним лежит пища; в положении y (на желтой подставке) предмет А с пищей не связан. Такую реакцию различения можно выработать, но переделать (даже у детей 6 лет) трудно. Животные, у которых она выработана, без труда справляются с подобными задачами. По данным Уоррена, макаки-резусы справляются с этой задачей очень быстро, но немаловажно то, что его обезьяны до того участвовали в других экспериментах. К сожалению, добиться переделки таких реакций Уоррен не пытался.

Задачи с амбивалентными раздражителями. Животному предлагают три предмета разного цвета — красный (К), зеленый (З) и синий (С); реакция на них должна быть положительной или отрицательной в зависимости от того, в каком сочетании они предъявляются; например, красный раздражитель подкрепляется, если предъявляется вместе с зеленым, и не подкрепляется вместе с синим и т. д. ($К^+$ с $З^-$, $С^+$ с $К^-$, $З^+$ с $С^-$). Такие раздражители называются *амбивалентными*, поскольку каждый из них с равной вероятностью может быть связан или не связан с подкреплением.

Пространственное различение. Предъявляются два предмета А и Б; А подкрепляется только в том случае, если он находится слева, а Б — только если он справа. Такая задача очень трудна для макак-резусов.

Чередование. Задачи на чередование состоят в регулярном попеременном изменении раздражителей во время каждой пробы. Например, в лабиринте животное учат поворачивать по очереди то налево, то направо (ЛП) или то ПП, то ЛЛ и т. д. Можно обучать животное по очереди выбирать различные раздражители. В таких экспериментах не приходится говорить об ошибках в одной пробе. Удостовериться в том, что обучение действительно происходит, можно лишь на основании сравнения результатов многих проб. Для усложнения задачи на чередование применяли еще задержку (см. выше). Оказалось, что животные справляются с задачей и в этом случае, даже если в результате местной анестезии они с трудом сохраняют определенное положение тела. Непонятно, впрочем, чем руководствуется животное при решении подобной задачи на чередование с задержкой, например в том случае, когда в опыте с пищевым подкреплением обезьяна приучится *не приходить* в $(n+1)$-м случае в то место, в которое она приходила в предыдущем (n-м) и получала подкрепление; вероятно, она ориентируется на свои предшествующие реакции, поскольку внешние обстоятельства совершенно не изменились. Макаки-резусы справляются с этой трудной задачей достаточно хорошо, хотя доля правильных ответов никогда не достигает у них 100%. Вот пример более простой задачи на чередование. Обезьяны должны были попеременно то открывать, то не открывать один и тот же ящик, в котором они в случае правильного решения находили арахис, а при ошибке — не находили ничего. В данном случае правильные ответы отмечались в 90% случаев.

Задачи на выбор по отличию и сходству. В таких задачах вырабатывается различение не пространственных отношений между раздражителями, а степени сходства или различия между ними. Обозначим форму предмета букой Ф, а его цвет — буквой Ц. Можно научить животное отличать положительный (подкрепляемый) раздражитель — пару одинаковых предметов (ФЦ и ФЦ) от отрицательного — пары предметов, различающихся по цвету (ФЦ и ФЦ'). Когда животное хорошо усвоит эту ситуацию, отношения сходства и различия можно генерализовать, используя другие пары раздражителей. По данным Робинсона (1960), шимпанзе хорошо решают такие задачи, хотя начальный период обучения они иногда преодолевают с трудом. Робинсон выделил три типа подобных задач:

а) выбор по принципу парности, когда положительным раздражителем служит пара одинаковых предметов;

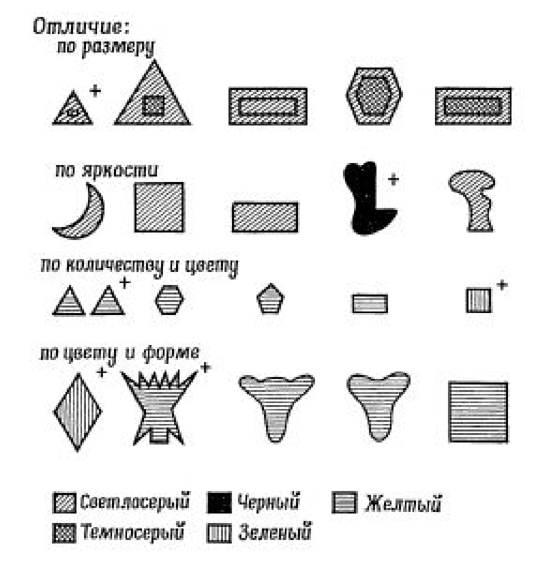
б) выбор по принципу «проще», когда положительный раздражитель имеет меньше отличительных признаков по сравнению с отрицательным;

в) выбор по принципу множественности, когда он содержит больше одинаковых элементов, чем отрицательный.

Результаты этих экспериментов свидетельствуют о том, что шимпанзе легче решают задачи типа в.

Можно также научить обезьян выбирать из многих предметов *один, не похожий на остальные*. В опытах Харлоу обезьяны хорошо справлялись с такой задачей, однако следует учесть, что обезьяны чаще ошибаются, если предмет расположен в центре или где-то с краю.

Интересный эксперимент поставил Бернштейн (1960) на взрослых людях, шимпанзе, орангутангах и резусах. Задача сводилась к выбору из нескольких предметов одного или двух, отличающихся от всех остальных по одному или двум признакам (фиг. 65). Обезьяны решали эту задачу почти так же хорошо, как и люди, причем особое значение имел *цвет* различаемых предметов.



Фиг. 65. Выбор по отличию. Знаком «плюс» отмечена фигура, которую следует выбрать.

В ы б о р п о о б р а з ц у. Эта задача до некоторой степени противоположна предыдущим. Сначала животное должно научиться для получения пищи передвигать лежащий перед ним предмет. Затем перед животным раскладывают другие предметы, и, для того чтобы получить еще немного лакомства, оно должно передвинуть предмет, больше всего похожий на первый. Итард впервые использовал этот метод для работы с дикими мартышками, а Вайнштейн обучал макак-резусов проводить выбор по наиболее общим признакам, постепенно исключая второстепенные (такие, как размер и способ предъявления).

Онтогенез восприятия. Вопрос о роли врожденного и приобретенного в восприятии долгое время был предметом ожесточенной дискуссии. Этологи школы Лоренца — Тинбергена считают, что четкая приспособленность восприятия и двигательных функций к определенным условиям внешней среды является врожденной и обусловлена действием естественного отбора, который в течение миллионов лет уничтожал все несовершенное. Они основываются на данных своих многочисленных исследований, свидетельствую-

щих о врожденной природе релизеров. Например, у только что вылупившихся цыплят уже существует предпочтение к определенной форме — круглые предметы они клюют чаще всего. Однако, как указывал Лерман, в поведении, в основе которого лежат врожденные релизеры, есть значительная доля приобретенных элементов.

По мнению их противников, эта приспособленность восприятия приобретается в первые годы жизни и зависит от условий. В пользу этого представления свидетельствуют результаты опытов по воспитанию в обедненной среде (стр. 169). Например, шимпанзе, содержавшимся в полной темноте в течение первых семи месяцев жизни, требовались недели и даже месяцы, чтобы научиться узнавать и брать соску. У крысят и котят, воспитанных в обедненной среде, зрительная ориентация оказывается гораздо более затрудненной, чем у контрольных, воспитанных в более разнообразной обстановке (см. подробнее стр. 165 и далее).

Описанные различия в поведении цыплят и молодых шимпанзе, не имевших зрительного опыта, связаны с видовыми особенностями формирования зрительного восприятия у этих животных. Дело в том, что у птиц доля инстинктивных, наследственно закрепленных элементов поведения несравненно выше, чем у млекопитающих [1]. С другой стороны, нельзя путать, как это зачастую случается, развитие зрительного восприятия и формирование на его основе поведения. У птиц и то и другое в значительной степени является врожденным, тогда как у млекопитающих для формирования поведения на основе врожденного зрительного восприятия требуется обучение.

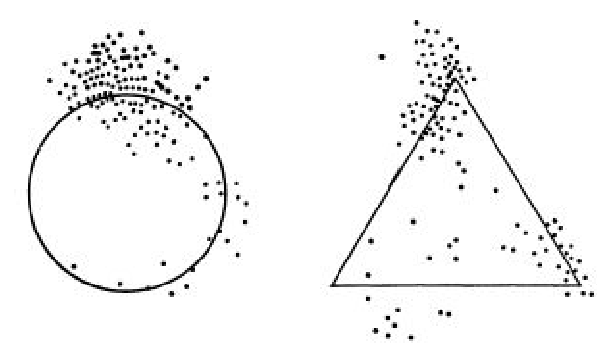
Для изучения *онтогенеза восприятия* прибегли к наблюдению за фиксацией взгляда с помощью фотокамеры (фиг. 66), регистрирующей отражения рассматриваемых фигур на роговице. Оказалось, что у шимпанзе, макак-резусов и детей зрительные структуры и их функции достаточно развиты от рождения для осуществления весьма тонкого различения формы независимо от обучения, причем некоторым формам отдается предпочтение с самого рождения. Например, глаз ребенка старше двух месяцев больше задерживается на шахматном рисунке, чем на однородной поверхности, а на концентрических кругах больше, чем на горизонтальных полосах. В то же время дети до двух месяцев рассматривают квадрат с таким же интересом, как шахматный рисунок, а полосы интересуют их больше, чем концентрические круги.

Больший интерес к шахматному рисунку у детей старше двух месяцев появляется, видимо, без обучения. Подобно этому у шим-

[1] Автор высказывает здесь устаревшую точку зрения. Многие птицы, например врановые с их хорошо развитым передним мозгом, обучаются и решают элементарные логические задачи не хуже, чем собаки и кошки.— *Прим. ред.*

панзе предпочтение более сложных форм появляется без предварительного опыта.

Повышение интереса к более сложным фигурам в течение первых недель жизни — общее правило, особенно при воспитании в условиях обилия зрительных раздражителей. Если же животное воспитывать в темноте, то интерес к сложным формам оказывается пониженным и никогда не достигает уровня, характерного для нормальных животных. Животное, находившееся



Фиг. 66. Точки фиксации взгляда молодого шимпанзе, которому в течение 10 с показывали круг и треугольник на белом фоне.

Точки соответствуют центру зрачка; последовательность его перемещения снималась на пленку.

в разнообразной и богатой раздражителями среде, предпочитает предметы, резко различающиеся по размеру, цвету или яркости. Что касается поведения, то нормальные макаки-резусы в возрасте 3...5 недель за несколько дней научаются избегать препятствия, находить соску или модель матери, не ощупывая при этом окружающие предметы. После сенсорной депривации на все это требуется гораздо больше времени, а иногда правильное поведение так и не устанавливается.

Наконец, чем дольше содержалось животное в «обедненной» среде, тем сильнее нарушалось *зрительное различение*. Однако обучение таких обезьян можно ускорить, если позволить им ощупывать предлагаемые для различения предметы: для обезьян осязание не менее важно, чем зрение.

Фантц отметил врожденную особенность животных — они предпочтительно обращают внимание на какие-то определенные свойства (разные у разных видов) предметов, что играет важную роль в организации восприятия. С возрастом это предпочтение меняется, и можно сказать, что оно «врожденное только у новорожденных»; у взрослых же особей оно в той или иной степени изменено приобретенным опытом. Из этого примера ясно видна

бесплодность спора между сторонниками преимущественно врожденного или преимущественно приобретенного восприятия.

Онтогенез обучения. Следует различать три типа задач, которые способны решать макаки-резусы. Классические условные рефлексы (I) и реакции, связанные с локомоцией и манипулированием (II), могут вырабатываться с самого рождения или чуть позже. Задачи третьего типа животные могут решать начиная с первого месяца жизни, причем с возрастом все лучше и лучше; это отсроченные реакции, серийное обучение и специфичные для обезьян задачи с нитками (обезьяна должна установить, какая из ниток связана с интересующим ее предметом, и вытянуть его).

Задачи первых двух типов молодые животные решают так же хорошо, как и взрослые, но иногда после более длительного периода обучения. При решении задач третьего типа молодые животные не достигают уровня взрослых даже после очень длительной тренировки.

Скорость обучения у взрослых животных гораздо выше, чем у молодых, причем выработка некоторых реакций в разные периоды жизни зависит от разных факторов. Например, инструментальная реакция у молодых животных зависит от того, в какой мере развилась у них сенсо-моторная система, а у более взрослых — от возбудимости и мотивации. Кроме того, в течение первых пяти месяцев жизни скорость обучения разным задачам увеличивается неравномерно. Например, различение цвета или яркости после первого месяца жизни уже более не улучшается, тогда как различение формы, размера и объема продолжает совершенствоваться по крайней мере до четырех месяцев. Значительные различия в характере кривых обучения более взрослых животных обусловлены во многих случаях появлением как бы внезапного «озарения» (инсайт, см. ниже). При этом в начальный период обучения и те и другие действуют наугад, а затем у взрослых животных кривая ошибок резко падает почти до нуля, тогда как у молодых она снижается гораздо более постепенно.

Способность к переносу и обобщению появляется на первом месяце жизни или даже сразу после рождения, однако при решении сложных задач, таких, например, как выбор по отличию, перенос размерных соотношений невозможен почти до двух лет. Прочность запоминания улучшается с возрастом.

Некоторые задачи обезьяны способны решать уже в однодневном возрасте, но уровень правильных ответов обычно неустойчив, и лишь впоследствии обучение идет более ровно.

Однако возникает вопрос, насколько естественны обычно предлагаемые животным задачи и насколько характер их решения отражает истинные способности животного. Дело в том, что многие исследователи отмечают значительные расхождения между способностью обезьян к обучению в экспериментальных условиях,

и, например, их поведением в сообществе. Так, обезьяна, казавшаяся неспособной к обучению, в течение нескольких минут усвоила иерархическую структуру группы, в которую ее только что поместили, а казавшаяся очень «способной» макака-резус с этим не справилась.

Особенности обучения старых шимпанзе. Напомним сначала некоторые биологические данные. Беременность у шимпанзе длится немногим больше 7 мес (226 дней), детеныш весит 1,8 кг; до двух лет (у человека до четырех) он полностью зависит от матери. До наступления половой зрелости (в восемь лет) детеныш очень общителен и легко дается в руки. У шимпанзе в отличие от человека нет четких внешних признаков полового созревания, в частности изменений голоса и волосяного покрова. Половозрелые шимпанзе меньше играют и становятся более агрессивными. Они доживают иногда до 40 лет, что соответствует 90...100 годам у людей, и в старости склонны игнорировать окружающее, занимаясь в основном сами собой, в частности вычесываясь и выискивая насекомых. У одного шимпанзе удалось проследить выполнение одной и той же серии тестов в разном возрасте, начиная от пяти лет и кончая сорока годами. Оказалось, что задачи на различение с возрастом решаются все лучше и лучше, а по другим тестам старые шимпанзе не отличаются от молодых, с той разницей, что выработка отсроченных реакций и выполнение выбора по отличию к старости значительно ухудшаются. Это ухудшение нельзя отнести за счет снижения заинтересованности, столь характерного для старых людей. В отличие от них шимпанзе очень любознательны и ждут предъявления задачи с нетерпением, задыхаясь от волнения; иногда при этом происходит мастурбация.

ПРИМЕР ОБУЧЕНИЯ ЖИВОТНОГО, ПРИНАДЛЕЖАЩЕГО К СОВСЕМ ИНОЙ ГРУППЕ

ТАРАКАН (*BLATTELLA GERMANICA*) В ЛАБИРИНТЕ

Тараканы совершенно неспособны обучаться в лабиринте, и в их поведении преобладают врожденные тенденции, которые и нужно рассмотреть в первую очередь.

Тропизмы. Таракан прячется на неосвещенной половине чашки Петри, когда вторая половина освещена (Шовен, 1947). Позднее Гутар (1950) изучал фототропизм у таракана, помещая его на длинную прямую дорожку, в конце которой находился источник света. Гутар установил, что в таких условиях поведение таракана определяется его ориентацией: он бежит в ту сторону, куда направлена его голова. Это не значит, что свет не оказывает никакого влияния на поведение таракана. При увеличении интенсивности света скорость побежки к его источнику уменьшается,

а в противоположную сторону — увеличивается. Таким образом, мы имеем здесь дело не с тропизмом, а скорее с *кинезом*, который характеризуется изменением скорости передвижения в зависимости от интенсивности светового раздражения. Раздражение передних рецепторов, т. е. глаз и простых глазков, тормозит движение таракана, а раздражение задних рецепторов (на дорзальной части головы таракана; здесь расположен орган, обладающий таинственной сверхчувствительностью к свету) — активирует его. Короче говоря, эти реакции напоминают фототропизм, описанный Вио́, с той разницей, что у таракана не удается доказать наличия четкой *ориентации*. Все-таки в лабиринте таракан чаще направляется в сторону от света (см. далее, опыты Даршена).

Геотропизм выражен у тараканов довольно хорошо. Я в свое время отмечал, что они неохотно идут в низко расположенные укрытия, но без опаски проникают в укрытия, расположенные на вершине наклонной плоскости. Они быстро обнаруживают даже легкий крен лабиринта.

Даршен в 50-х годах изучал этот тропизм и получил весьма неожиданные результаты. Он постарался упростить задачу, ограничившись наблюдением за поведением таракана на вертикальной планке при равномерном освещении, и не замедлил убедиться в том, что поведение таракана не укладывается в рамки простого геотропизма. Сначала таракан забирается на верхушку планки, спускается, а затем бегает по ней вверх и вниз. Уже эти инверсии направления вызывают сомнение в существовании геотропизма у таракана. Постепенно протяженность побежки вверх уменьшается, причем эта зависимость выражается такой же кривой, как и в случае *горизонтального расположения планки*. Заметим, что спад кривой не может быть объяснен утомлением, так как если по истечении первых 75 мин, когда укорочение побежек уже достаточно заметно, верхнюю, съемную часть планки осторожно заменить новой, то кривая тут же вновь пойдет вверх. По-видимому, поведение таракана в данных условиях можно рассматривать как одно из проявлений исследовательской активности. Несмотря на широкое распространение этой формы поведения, предшествующей всем другим видам активности, она еще недостаточно изучена, и, как отмечает Тинберген, очень трудно разобраться в ее многочисленных проявлениях и разновидностях.

Даршен попытался выделить некоторые закономерности этой формы поведения у тараканов. Оказалось, что степень исследовательской активности прямо пропорциональна сложности исследуемого пути и обратно пропорциональна времени. Она зависит также от температуры, от степени общей активности, от предыдущих побежек, от цвета планки, ее рельефа и разнообразия кинестетических раздражений во время опыта и может быть заторможена у голодного таракана. Внезапные изменения окружающих

условий совершенно ее не меняют, если не считать внезапного увеличения (но не снижения) освещенности. Знание этих элементарных закономерностей помогает при анализе простых форм поведения таракана.

Следующим этапом работы Даршена было наблюдение за тараканом, помещенным на *ровную плоскую платформу*, которая освещалась одной лампой в центре или четырьмя по периферии; хорошо заметная линия разделяла ее на центральную и периферическую зоны. Таракана осторожно помещали в центре и больше не трогали, а наблюдатель, скрывающийся за перегородкой, отмечал через регулярные промежутки времени, где находится насекомое и что оно делает.

Оказалось, что такая простая методика позволяет получить многочисленные и разнообразные данные. Сначала таракан не занимает какого-то определенного положения: он идет к периферии и чаще ползает по краю платформы (которая окружена водой, для того чтобы воспрепятствовать бегству). Но таракана привлекает не вода: если сделать в центре платформы углубление и устроить в нем бассейн, то он все равно будет стремиться к внешнему краю платформы, при условии, что свет не будет слишком слабым (несколько люксов).

Это наблюдение очень важно, поскольку оно вскрывает значительную анизотропность среды для таракана, которой невозможно избежать. Очень характерно изменяется исследовательская активность во времени — по истечении часа более интенсивно исследуется центральная зона, и это обстоятельство следует учитывать при определении оптимальной продолжительности опытов. Степень исследования помещенных на плоскость предметов (кубы разных размеров) зависит от того, находятся ли они на периферии или в центре.

Совершенно несомненно, что поведение таракана в значительной степени зависит от сенсорной адаптации, по крайней мере при достаточной интенсивности освещения. Можно, например, ускорить начало исследования центральной зоны, подержав насекомое перед опытом в ярко освещенном ящике. Вообще состояние таракана перед опытом и все производимые с ним манипуляции, в частности способ помещения в лабиринт, сильно влияют на его поведение.

Исследование лабиринта. После наблюдения исследовательского поведения таракана на ровной поверхности Даршен перешел к работе с Т-образным лабиринтом, в котором можно было менять относительную длину коридоров, а также число и расположение тупиков, отходящих от основного коридора. Еще раз напомним, что Даршен просто учитывал время, проведенное тараканом в разных участках лабиринта, не давая никакого подкрепления и никак не вмешиваясь в его поведение.

В результате этих наблюдений он убедился в том, что:

1) во всех лабиринтах таракан ведет себя в общем одинаково; по мере продвижения в лабиринте он заходит в тупики все реже;

2) при исследовании каждого вида лабиринта формируется специфическая стереотипная схема, которая может полностью измениться даже при простом добавлении двух элементов, совершенно не изменяющих его общей структуры. Возникает впечатление, что таракан в лабиринте находится во власти инерции движения. На прямом участке пути без тупиков он набирает скорость, которая продолжает расти, увлекая его к концу лабиринта. Пока таракан движется медленно, он заходит в тупики, но чем дальше от входа и чем больше скорость, тем прямее его путь. При сильном освещении таракан движется быстро, редко заходя в тупики, а при слабом — медленнее и заходит в разные части лабиринта чаще. Другая характерная черта поведения таракана в лабиринте — его стремление двигаться в однажды выбранном направлении, как правило, от начала к концу лабиринта. К началу пути таракан возвращается лишь в редких случаях. Таким образом, схему исследовательского поведения таракана в лабиринте можно предвидеть, учитывая его стремление двигаться вперед и инерцию передвижения. В самом деле, «излюбленные» тараканами тупики находятся всегда в начале лабиринта. Здесь их легко остановить, например опустив в лабиринт руку.

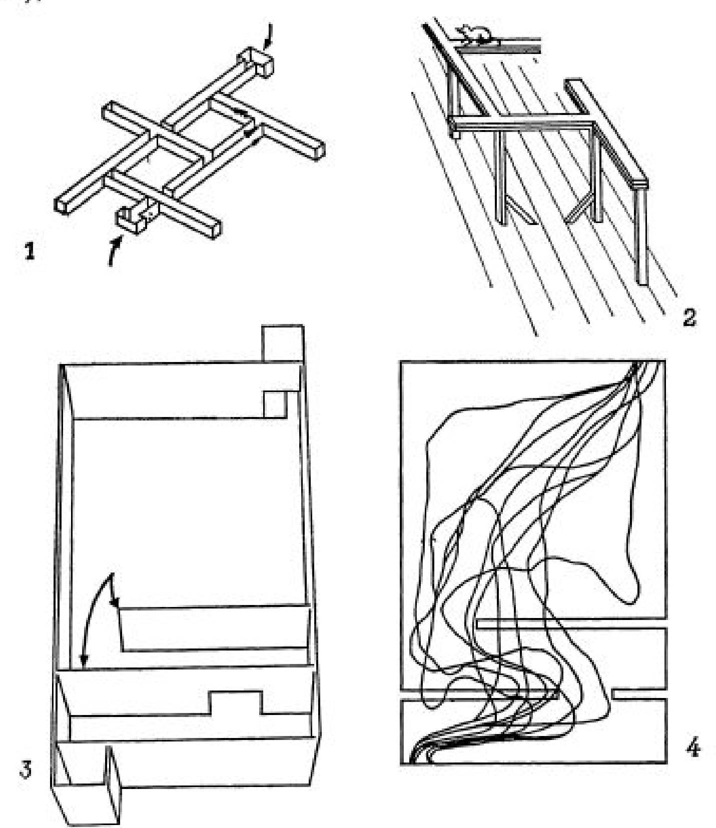
При статистической обработке результатов обучения очень важно хорошо знать особенности исследовательского поведения. Я в свое время предложил метод статистической обработки результатов обучения, т. е. количественной оценки уменьшения числа ошибок во второй серии выходов в лабиринт по сравнению с первой. К сожалению, я не учел, что уже с самого начала этих опытов не все тупики посещались тараканами с равной частотой. Таким образом, перед каждым опытом по обучению и его статистической обработкой необходимо точно выяснить структуру исследовательского поведения в каждом отдельном виде лабиринта. Это очень важно, так как от него в значительной степени зависит точная интерпретация результатов обучения. Статистическая оценка уменьшения числа ошибок не может служить достаточно надежным критерием обучения; гораздо более существенно учитывать *изменения в двигательной схеме исследовательского поведения.*

Сравнение с крысой. Крысы также склонны к повторению одних и тех же действий в одних и тех же местах лабиринта (фиг. 67). Их поведение в лабиринте можно довольно точно предсказать. По мнению Шнейрлы, главную роль играют здесь следующие факторы:

1) тип встречающихся пересечений;
2) структура пути, ведущего к цели;
3) тип тупиков.

Очень быстро в исследовательском поведении крысы становятся заметны следующие тенденции:

а) по наблюдениям Иосиока, при последовательном выборе крысы склонны к чередованию (поворот направо, затем поворот налево);



Фиг. 67. Типы лабиринта.

1. Коридор с шестью тупиками. *2.* Лабиринт на подставках. *3.* Лабиринт со съемными частями (их удаляют после обучения). *4.* Путь, которым следуют крысы в разных лабиринтах (каждый раз он приблизительно один и тот же).

б) по данным Дэшиела и Бейроффа, крысы всегда стремятся бежать вперед, несмотря на препятствия;

в) по наблюдениям Шнейрлы, крысы избегают передвигаться по кругу, предпочитая двигаться по касательной.

Шнейрла считает единственно важной тенденцию «центробежности». Не имея возможности подробно рассматривать здесь эти спорные вопросы, мы отметим только, что структура лабиринта оказывает влияние на выбор пути уже с самых первых шагов животного в нем. Существование этих тенденций объясняет, по крайней мере отчасти, неслучайный характер исследования лабиринта у этих животных.

Крысы исследуют лабиринт не наугад. Уже при первом прохождении лабиринта животное не делает всех возможных ошибок, как это предполагали Вудворт и Смолл. Мы уже говорили, что некоторые тупики они посещают чаще других. Крысы осваивают некоторые лабиринты очень быстро, тогда как в других, наоборот, делают множество ошибок. Для того чтобы полностью представить себе, как регулируется поведение, на том же графике, где изображена полученная в эксперименте кривая обучения, следует вычертить теоретическую кривую, построенную исходя из предположения о случайном характере исследования; теории обучения должны принимать в расчет не только уменьшение числа ошибок, сделанных животным, но и то, что некоторых ошибок оно избегает с первого же раза. Оказывается, что крыса подавляет свою врожденную склонность к определенным движениям быстрее и полнее, чем таракан.

Сенсорная ориентация и поведение в лабиринте. До сих пор во врожденном поведении таракана мы умеем различать лишь тропизмы (весьма слабо изученные) и исследовательскую активность (ясно лишь, что она очень важна). Как использует таракан свой сенсорный аппарат при обучении в лабиринте?

Удалось показать, что важную роль в поведении таракана играют антенны — после их удаления или обездвиживания (Халло, 1948) обучение в лабиринте нарушается.

По данным Гутара, тот же эффект отмечается, если закрыть простые глазки и перерезать щупики. Таким образом, для нормального хода обучения необходима сохранность этих трех органов чувств. Определенную роль играют, по-видимому, и некоторые тактильные раздражения, поскольку изменение элементов лабиринта тормозит обучение. Однако, вопреки предположению Халло, нельзя отнести обучение целиком за счет кинестезии, так как в лабиринте, закрытом целлофаном, поведение таракана не нарушается. Возможность ориентации с помощью обоняния представляется весьма сомнительной, поскольку промывание лабиринта после каждой побежки не вызывает никаких изменений в поведении. Зрение также не имеет решающего значения: слепой таракан обучается не хуже контрольного.

Не следует также забывать о раздражителях *вне лабиринта*, которые, как это показано, по крайней мере для белых крыс, имеют не меньшее значение, чем раздражители *внутри лабиринта*. В опытах Веррона (1953) черные и белые лабиринты помещали на одноцветном или разноцветном фоне. Обучение зависело в этом случае от суммарной освещенности, создаваемой лабиринтом

и фоном. У тараканов отмечается склонность придерживаться черной полосы, нарисованной на белом лабиринте. Эту тенденцию можно сопоставить с фотохоротаксисом [1] в том смысле, как его понимал Калмус.

Механизм обучения, скорость побежки и уровень раздражения. Гутар выделяет два вида обучения у тараканов — пространственное (уменьшение заходов в тупики) и кинетическое (изменение скорости побежки). В нормальных условиях пространственное обучение кажется невозможным без кинетического, которое проявляется в увеличении скорости по мере увеличения числа побежек. Однако если надкрылья таракана покрыть лаком, то он проходит лабиринт медленнее. В этих условиях происходит только пространственное обучение. Когда таракану покрывают лаком глаза, пространственное обучение сохраняется, а скорость побежки падает вместо того, чтобы расти. Очень важна, по мнению Гутара, *интенсивность раздражения.* В этом случае заходы в тупики определяются степенью общего возбуждения, которая зависит в основном от освещения (зависимость эта весьма сложная).

Сохранение приобретенных навыков. Реминисценция. По данным Гутара и Ле Биго, сохранение приобретенных навыков значительно улучшается по мере удлинения периода отдыха между побежками, а также при снижении числа побежек за 1 сеанс обучения (длительность сеанса 30 мин) от десяти до пяти или даже трех. У тараканов результаты «массированного» и «постепенного» обучения различаются так же, как и у млекопитающих, например у белых крыс. Впрочем, это не единственная аналогия с обучением у млекопитающих.

Существует ли у тараканов возможность латентного обучения? Результаты экспериментов Веррона (1953), пожалуй, заставляют нас допустить такую возможность. Одной группе тараканов давали побегать по лабиринту и ознакомиться с ним до начала опытов. В этой группе наблюдалось впоследствии явное снижение числа ошибок, как это характерно для латентного обучения. Если таракана отделяли от лабиринта куском прозрачного стекла, то, как и в первом случае, число ошибок было меньше, чем в контроле. Однако оно значительно повышалось, если под стекло подкладывали лист непрозрачной бумаги, которая не позволяла таракану видеть лабиринт, так что исключалась возможность адаптации к нему. Не следует ли из этих данных, что у таракана существует латентное обучение?

---

[1] Фотохоротаксис — наблюдаемое у многих насекомых стремление двигаться по границе между черными и белыми полосами даже в том случае, когда эти полосы идут наклонно на вертикальной поверхности. Фотохоротаксис противоположен отрицательному геотропизму. Благодаря ему помещенные на шахматную доску насекомые движутся по диагонали черных и белых квадратов.— *Прим. перев.*

ГЛАВА VIII

ТРУДНОСТИ КЛАССИЧЕСКИХ ИНТЕРПРЕТАЦИЙ ВЫСШИХ ПСИХИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

ОБУЧЕНИЕ, СОЗРЕВАНИЕ, АДАПТАЦИЯ К СРЕДЕ

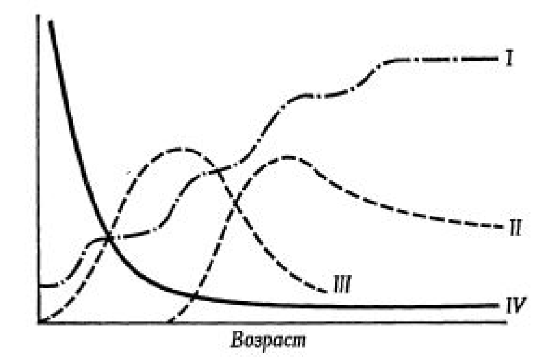
В предыдущей главе мы рассматривали приобретенное поведение, исходя из классических представлений Павлова. Но далеко не все их разделяют.

Само понятие обучения нуждается в уточнении.

Торп определяет обучение как совокупность изменений в поведении животного в результате накопления опыта. Это определение не лучше любого другого. Здесь не место разбирать терминологические и иные споры зоопсихологов по поводу обучения. Отметим все-таки, что при объяснении поведения следует учитывать следующее:

1. Более или менее частое *повторение* какого-то изменения при определенных условиях вовсе *не обязательно для обучения* (например, случаи запечатления).

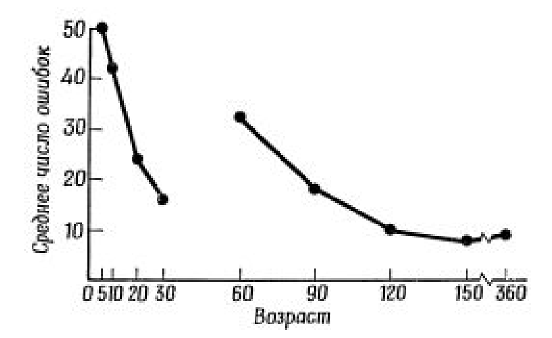
2. Некоторые поведенческие реакции могут появляться не в связи с обучением, а в процессе развития организма — в результате формирования ранее не функционировавших новых нервных реле. Это особенно характерно для молодых животных, во всяком случае у них подобные реакции легче выявить, чем у взрослых.



Фиг. 68. Возрастные изменения различных форм поведения у крыс (по Фаллеру и Уоллеру, 1962).

Обозначения кривых: *I* — способность к обучению; *II* — выполнение реакций, в которых необходима интеграция сложных данных; *III* — выполнение некоторых реакций, в которых необходима быстрота; *IV* — устойчивость к стрессу.

Винс с полным основанием отмечает, что об обучении говорят слишком много, хотя термин этот, возможно, не всегда применяется адекватно. Он считает, что следует обращать больше внимания на адаптацию к условиям окружающей среды, которая сильно изменяется с возрастом. Напомним еще раз для примера, что у крыс, выращенных в клетках, в которых стенки были покрыты изображениями геометрических фигур, способность



Фиг. 69. Число ошибок при решении задач на различение в зависимости от возраста [опыт на молодой обезьяне в течение 1 года) (по Харлоу, 1960)].

к различению впоследствии оказалась гораздо больше, чем у крыс, выросших в обычной однообразной среде. Следовательно, если учитывать только возраст животного, не принимая в расчет условия его воспитания, то это может привести к грубым ошибкам при трактовке результатов обучения.

ТРУДНОСТИ, СВЯЗАННЫЕ С ПОНЯТИЕМ «ОБУЧЕНИЕ»

Прежде всего следует отметить, что кроме самого простого вида обучения, выражаемого формулой $S \rightarrow R$, когда один раздражитель вызывает одну реакцию, есть и другие его виды.

Существует, например, форма обучения, выражаемая формулой $S \rightarrow S$ (стимул — стимул), когда раздражители связаны между собой в определенной последовательности, не вызывая окончательной реакции. Примером может служить латентное обучение или воздействие раздражителей в раннем возрасте (так, крысы, видевшие треугольники на стенах своей клетки, впоследствии будут легче отличать их от кругов).

Примером обучения по формуле $R \rightarrow R$ может служить образование сложных навыков у пианистов и акробатов (а также у тюленей в цирке, которые держат на носу мяч). Если в системах $S \rightarrow R$ обучение лучше всего идет в том случае, когда интервал между раздражителем и реакцией составляет 0,25—0,5 с, то в системах $R \rightarrow R$ он должен быть гораздо короче, иначе нужная скорость и точность действий никогда не будут достигнуты. Роль подкрепления в таких системах довольно незначительна; дело в том,

что подкрепляется только самое последнее звено, в ходе же обучения каждая сложная серия движений не подкрепляется ничем, кроме возможности правильно выполнить следующую серию сложных движений. Очень тонкие процессы нервной координации, осуществляющиеся при этом, служат предметом скорее нейрофизиологии, чем зоопсихологии. Можно отметить, что их формирование предполагает возможность свободно пользоваться конечностями в раннем возрасте; так, например, молодой шимпанзе, руки которого были заключены в тесную коробку, оказался впоследствии очень неуклюжим.

Благодаря расширению наших представлений об обучении стало ясно, что некоторые принципы, сформулированные первыми исследователями в этой области, вовсе не так существенны и универсальны, как это им представлялось.

Принцип *замены раздражителей*, которого придерживались последователи Павлова, гласит, что любой раздражитель, действующий одновременно с подкрепляемым, приобретает способность вызывать ту же реакцию, т. е. подменяет подкрепляемый раздражитель. Но этот принцип приложим лишь к тем довольно редким случаям, когда характер условной реакции к концу обучения не меняется (см. обсуждение на стр. 279—280).

Суть *закона эффекта*, впервые сформулированного Торндайком, состоит в том, что связь между раздражителем и реакцией укрепляется вознаграждением и ослабляется наказанием. Как отмечают Хилгард и Маркй, закон эффекта по существу не отличается от принципа замены раздражителя, только в первом случае считается, что сила ответа зависит от интенсивности подкрепления, а во втором — от наличия и силы безусловной реакции, в свою очередь зависящей от подкрепления. Закон эффекта неприложим к некоторым видам обучения, например к выработке реакции избегания (когда животное учится *не заходить* в камеру, где его, скажем, раздражали током).

ПОНЯТИЕ «НАСТРОЙКИ»

Было высказано предположение, что отсутствие раздражения током может служить подкреплением только в том случае, если животное ждет раздражения, т. е. если у него образуется определенная «настройка». Здесь мы впервые сталкиваемся с этим понятием, которое должно объяснить некоторые моменты процесса обучения, как его понимает Халл. Например, животное, которое уже попадало в ситуацию, связанную с болевым раздражением, всем своим видом показывает, что оно ждет чего-то неприятного — волнуется, оборачивается, останавливается, дрожит.

Другой пример образования у животного определенной настройки мы видим в опытах Тинкльпо с подменой приманки.

Обезьянам ежедневно по нескольку раз показывали разные приманки и потом закрывали их крышками, причем каждый раз в одно определенное место клали банан, а в другое — морковь, гораздо менее привлекательную для них. После того как приманки закрывали, обезьяну отпускали, она бежала и доставала банан; когда же банан незаметно подменяли морковью, у обезьяны появлялась характерная реакция «возмущенного удивления».

Учитывать «настройку» животного чрезвычайно важно, ибо подкрепление оказывается эффективным только в том случае, если оно соответствует настройке. Так, Дьюз (1951), вырабатывавший у крыс способность решать задачи на простое различение в Y-образном лабиринте, обнаружил, что если крысы однажды не обнаруживают пищи там, где обычно получают подкрепление, то они вообще перестают проходить лабиринт. Таким образом, угасание реакции может зависеть не только от отсутствия подкрепления, но и от несоответствия подкрепления тому, чего ждет животное.

Формирование «настройки» как ожидания определенных событий свидетельствует о том, что животные способны улавливать не только пространственные, но и временные отношения, хотя некоторые физиологи, по словам Торпа, отвергают такую возможность; у животного может складываться точное представление о том, что должно или, во всяком случае, может с ним произойти. «Настройка» представляет собой начало формирования реакции, уменьшающей эмоциональное напряжение. По представлению Торпа, именно это и служит истинным подкреплением. В связи с этим нам придется рассмотреть классическую теорию ослабления потребности.

ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ ОСЛАБЛЕНИЯ ПОТРЕБНОСТИ [1]

Напомним, что бесчисленные исследования американских бихевиористов были направлены на выделение элементарных единиц поведения, общих для разных его форм. Эти попытки были очень логичны и рациональны (и поэтому очень располагали в свою пользу), но оказались явно преждевременными. Методика исследований заключалась в регистрации реакций животного в проблемном ящике или лабиринте, где оно подвергается воздействию многих раздражителей. Часть этих раздражителей для него безразлична и потому не вызывает никакой реакции; другие раздражители приятны, поэтому они вызывают положительную реакцию и если продолжают оставаться приятными,

[1] Важнейшим фактором образования условной связи является, по Халлу, подкрепление, которое он определял как устранение первичной потребности, приведшей к появлению реакции.— *Прим. ред.*

то вызывают реакцию все чаще и чаще, или, как говорят, в этом случае происходит *подкрепление реакции*. Впрочем, слово «приятны» используется лишь ради удобства изложения; бихевиористы производили только учет раздражителей и вызванных ими положительных и отрицательных реакций, что создавало основу для построения строго объективной психологии. Для характеристики внутреннего состояния животного были введены некоторые специальные понятия [1], в частности «побуждение» (drive). Виды побуждений немногочисленны — это голод, жажда и половое влечение, причем их интенсивность также можно объективно оценивать по внешним реакциям животного. Практически получается, что подкрепление совпадает с ослаблением интенсивности побуждения. Если, например, кормить голодное животное, когда оно совершает определенное действие, то побуждение голода будет уменьшаться одновременно с подкреплением этого действия (т. е. данной реакции).

Все это казалось на первый взгляд столь простым, ясным и очевидным, что обсуждение представлялось совершенно излишним. Однако по мере развития исследований стало ясно, как мы увидим далее, что эта простота и очевидность обманчивы. Отметим прежде всего, что исследовательское поведение, например, нельзя объяснить ослаблением какой-либо потребности, по крайней мере такое объяснение требует построения дополнительных и, признаться, малоубедительных гипотез. Не поддается такому объяснению и реакция избегания, которая состоит в том, что крыса, например, перестает прятаться в темной камере, если она получила там электрическое раздражение. Совершенно непонятно, какое побуждение оказывается ослабленным в этом случае? Необъяснимыми остаются и опыты с вознаграждением сахарином или пищей через желудочную фистулу. Наконец, самый жестокий удар теории ослабления потребности нанесло открытие латентного обучения. Говоря словами Уотсона, «кажется, что животное «заучивает» раздражители, на которые нужно реагировать, раньше, чем реакции, которые нужно выполнять».

Реакция *избегания* контролируется чисто внешними факторами — признаками приближения неприятных ощущений. Здесь довольно трудно представить себе, как действует механизм ослабления побуждения. Допустим, что под воздействием изменений в окружающей среде, сигнализирующих о приближении неприятных ощущений, у животного возникает состояние, подобное голоду или жажде, а когда животное избегает болевого раздражения, то это состояние ослабевает или исчезает. Но Маурер и Эйкен (1954), а также Дэвитц (1955) показали, что сигнал опасности лучше запоминается, когда он *предшествует наказанию*, чем когда

[1] Так называемые промежуточные переменные.— *Прим. ред.*

он подается перед самым его концом. О каком же подкреплении может в таком случае идти речь?

Но вернемся к основным побуждениям, таким, как голод и жажда. Даже при их объяснении теория ослабления потребности (или побуждения) испытывает явные затруднения. Дело в том, что, как оказалось, обучение будет успешным, даже если голодным крысам в качестве вознаграждения давать не сахар, а сахарин, который до того никогда не сочетался с пищей; следовательно, здесь не мог образоваться условный рефлекс второго порядка. Таким образом, подкреплением служит именно *вкус* сахарина, а не ослабление побуждения голода, так как сахарин не имеет никакой питательной ценности. Далее, Кон показал в 1951 году, что если голодной крысе в качестве подкрепления вводить пищу через желудочную фистулу, то хотя обучение и происходит, но гораздо медленнее, чем при обычной форме подкрепления, когда пища возбуждает вкусовые рецепторы.

ТРУДНОСТИ, СВЯЗАННЫЕ С ПОНЯТИЯМИ «МОТИВАЦИЯ» И «ПОДКРЕПЛЕНИЕ»

Вот эти-то трудности и заставили последователей Халла обратиться к теории *вторичного подкрепления*; согласно этой теории, вкус является вторичным подкрепляющим фактором, частично ослабляющим потребность. Однако в этом случае животные, получившие сахарин, должны съедать меньше пищи, чем животные, получившие только воду; на самом же деле это не так.

Рассмотрим теорию вторичного подкрепления и вторичной мотивации более подробно.

Вторичная мотивация. Наиболее трудны для объяснения с помощью теории ослабления потребности *реакции избегания*, которые избавляют животное от действия болевого раздражителя. Каково же в данном случае то побуждение, с уменьшением которого связана эта форма поведения? Миллер и Маурер (1948) утверждают, что такое поведение мотивировано *не самим болевым раздражением, а страхом перед ним*. В своих экспериментах они использовали клетку, разделенную на две части. В одной половине, выкрашенной в белый цвет, полом служила решетка, через которую пропускали электрический ток, в другой, черной половине пол был обычным; между отделениями имелась дверца. Крысу помещали сначала в белое отделение, откуда она, получив удар электрическим током, через открытую дверцу убегала в черное отделение. Затем ее возвращали в белое отделение, но она снова убегала в черное, хотя болевого раздражения больше не применяли. Затем крысу снова помещали в белое отделение, но дверца на этот раз была закрыта. Для того чтобы открыть ее и перебежать на другую половину, крысе надо было отпереть дверцу — повер-

нуть на $^1/_4$ оборота колесико задвижки. Крыса проявляла все признаки страха (дрожь, дефекация), металась по клетке и в конце концов случайно открывала дверцу. Постепенно ей удавалось открывать дверцу все быстрее и быстрее. Затем таким же путем ее обучали открывать задвижку другого типа. Напомним, что во всех этих опытах электрическое раздражение больше ни разу не применялось.

Как утверждают Миллер и Маурер, в этом случае происходит *двойное обучение*: сначала вырабатывается реакция страха, а затем реакция избегания. Первая из них относится к классическим условным реакциям, вторая — к инструментальным. Выработка реакции страха подчиняется, как выяснилось, тем же законам, что и выработка любого условного рефлекса.

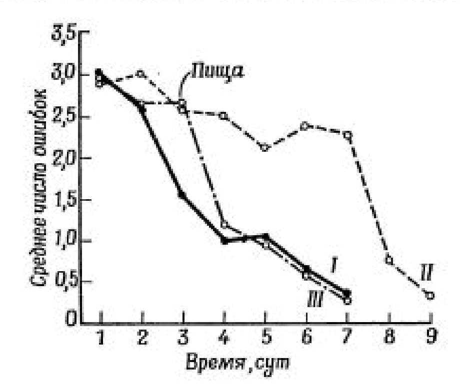
Вторичное подкрепление. Известно, что условный раздражитель, на который выработана прочная реакция, может служить подкреплением для другого условного раздражителя. Фролов, например, вырабатывал у животных реакцию слюноотделения на звук метронома. Когда реакция упрочивалась, он добавлял новый раздражитель — показывал животным черный квадрат, после чего раздавался звук метронома, больше не подкреплявшийся пищей. Таким образом, звук метронома становился подкреплением для этого раздражителя, пусть и менее эффективным, чем обычное подкрепление, поскольку слюна выделялась в меньшем количестве. Павлов назвал это явление *рефлексом второго порядка*[1]. У собаки можно получить и рефлекс третьего порядка, но и только, тогда как человек в этом отношении способен на гораздо большее.

Рефлекс второго порядка может вырабатываться и при инструментальном обучении. Об этом свидетельствуют, например, опыты Вольфа и Коулса (1936, 1937), которые обучали шимпанзе получать лакомство (виноград), опуская жетон в щель автомата. Затем их обучали различать пять ящиков, используя в качестве подкрепления в одних случаях жетон, в других — виноград. Оказалось, что обезьяны выбирали ящик с виноградом в 93% случаев и ящик с жетоном в 74% (вероятность случайного выбора при этом составляет 20%). Следовательно, жетон сыграл роль подкрепляющего фактора при выработке различения.

Скиннер также показал, что щелчок, раздающийся, когда крыса нажимает на рычаг, сам по себе имеет подкрепляющее значение, которое сохраняется даже тогда, когда кормушка пуста и крыса не получает пищи. Пока крысы слышат этот щелчок, угасание выработанной реакции происходит гораздо медленнее.

[1] Необходимым условием выработки условного рефлекса второго порядка является, по данным Фурсикова, наличие 10...15-секундного перерыва между условнорефлекторными раздражителями. При отсутствии такой паузы развивается запредельное торможение.— *Прим. ред.*

В естественных условиях вторичные подкрепляющие факторы должны иметь большое значение, так как они всегда во множестве сопровождают поедание пищи и многократно подкрепляются ею. Они присутствуют даже в самом строгом варианте павловской методики. Халл, Ливингстон и Роуз (1951) показали это следующим образом: в пищеводе собаки они сделали две фистулы, так чтобы пища могла попадать в желудок только при их соединении. На восьмой день у собак удавалось угасить пищевое поведение, а затем выработать у них простое различение, подкрепляя



Фиг. 70. Тренировка крыс в лабиринте (по Марлеру и Гамильтону, 1966).

Группа I получает пищу каждый раз, когда достигает цели (кривая I), группа II — только после 6 дней тренировки (кривая II), а группа III — после 22 дней (кривая III). Резкий спад на кривых ошибок для групп II и III убедительно показывает, что крысы освоили лабиринт еще до того, как их начали в нем подкармливать.

правильные реакции соединением, а неправильные — разъединением фистул. Но то же самое различение можно выработать, подкрепляя правильные реакции мнимым «кормлением». Можно, наконец, добиться того же результата, если вводить пищу прямо в желудок. Такие опыты свидетельствуют о существовании непрерывной цепи подкрепляющих факторов.

Подобное объяснение подходит для многих случаев, но не для латентного обучения.

Латентное обучение. Прежде всего напомним, что, как считает Кречевский, крыса, помещенная в лабиринт, с самого начала исследует его не наугад, а в соответствии с формируемыми ею «гипотезами».

Блоджет (1929) показал, что если крыс просто продержать 10 дней в лабиринте без всякого поощрения, то впоследствии они будут обучаться в нем гораздо быстрее. Майер (1930) показал, что простой лабиринт крысы могут полностью освоить в результате такого непредусмотренного экспериментатором обучения, так что, когда крысу начинают по обычной методике подкармливать в одном из концов лабиринта, оказывается, что она уже прекрасно «знает» его. Некоторые авторы отрицают возможность латентного обучения, поскольку оно обнаруживается не всегда (как правило, латентное обучение не удается продемонстрировать

на животных, испытывающих сильный голод или жажду). Вероятно, голод и жажда препятствуют проявлению «исследовательского побуждения» (если позволительно употребить такой термин), которое лежит в основе латентного обучения.

Явление это становится более понятным, если допустить, что у крысы за время пребывания в лабиринте образуется так называемый «мысленный план лабиринта» (Толмен). (Против этого понятия резко выступали Халл и его последователи.)

Латентное обучение характеризуется следующими особенностями:

а) оно не «мотивировано» ни одной из основных потребностей;

б) оно включает своего рода «перенос опыта при обучении», так что животное может пользоваться этим опытом в разных состояниях мотивации;

в) при латентном обучении животное способно произвести выбор, не прибегая к методу проб и ошибок.

Отсутствие мотивации (если употреблять это слово в том точном смысле, который вкладывают в него последователи Халла) при латентном обучении явилось предметом многочисленных дискуссий. Рассел утверждал сначала, что в действительности здесь имеется мотивация — она соответствует потребности крыс прятаться. Но на это можно возразить, что во всех случаях латентного обучения нет ничего, что напоминало бы обычный метод поиска правильного решения — метод проб и ошибок; поскольку в действительности крыса никуда не скрывается, то ничто и не подкрепляется. Можно утверждать, что сам по себе процесс исследования лабиринта может, вероятно, иметь значение подкрепления. Напомним, например, опыт Батлера, который обучал обезьяну при определенном сигнале нажимать на рычаг, причем единственной наградой за правильную реакцию служила возможность выглянуть в маленькое окошечко в стенке клетки, в которой происходило обучение. Обучение в этих условиях происходило чрезвычайно успешно, и таких примеров известно довольно много.

С целью обнаружить факторы, способные служить подкреплением при латентном обучении, некоторые авторы проводили опыт в разных помещениях, давали животному пищу в разных местах и даже вводили раздражители, которые во время латентного обучения играли бы роль, противоположную той, что предназначалась им при обычном обучении. Однако, несмотря на все эти ухищрения, природа латентного обучения остается нераскрытой.

Обучение при подкреплении, не соответствующем мотивации, когда голодное животное учат находить воду и наоборот, редко бывает успешным, но все же возможно, если мотивация не слишком сильна. Объяснить этот вид обучения с помощью теории подкрепления совершенно невозможно.

ПРИВЫКАНИЕ И РЕАКТИВНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ. ТРУДНОСТИ ИНТЕРПРЕТАЦИИ

Привыкание — это, по-видимому, наиболее простой вид обучения. В противоположность обычному обучению, которое состоит в появлении новых реакций и включении их в поведение, привыкание избавляет животное от необходимости реагировать на раздражители, не имеющие для него никакого значения. Хамфри (1933) одним из первых обнаружил это явление у брюхоногого моллюска *Helix albilabris*. При сотрясении субстрата *H. albilabris* прячется в раковину, но если регулярно повторять это раздражение (не меняя его интенсивности), то сила и длительность реакции постепенно уменьшатся до нуля. Если во время опыта увеличить интенсивность раздражения, то на некоторое время реакция возобновится. Хамфри совершенно справедливо отметил, что привыкание характерно для всех животных.

Правомерно ли отличать его от *утомления*? Это зависит от того, как интерпретировать утомление. Физиологи менее склонны, чем раньше, объяснять его просто накоплением метаболитов. Они считают, что утомление зависит от многих факторов, среди которых, несомненно, следует выделить нервные.

Необходимо также отличать привыкание от простой *сенсорной* адаптации. Это можно сделать чисто эмпирически, зная, что адаптация — процесс быстрый и кратковременный, тогда как привыкание происходит более медленно. В отдельных случаях разница обнаруживается очень легко. Это справедливо, например, для изученной Детье реакции расширения хоботка у мухи *Phormia regina* при погружении одной из передних лапок в раствор сахара. По мере повторения интенсивность этой реакции начинает уменьшаться и некоторое время (от 1 до 13 с) остается на очень низком уровне. Но если после «адаптации» одной из лапок в раствор сахара опускают другую лапку, то оказывается, что «адаптация» распространилась и на нее. Следовательно, в этом случае происходит процесс, связанный с деятельностью центральной нервной системы, а не с адаптацией небольшой группы местных рецепторов.

Привыкание в свете теории Павлова. Конорский выделяет ряд характерных для привыкания признаков. Прежде всего, как явствует из некоторых данных, привыкание происходит даже в том случае, если раздражители действуют через достаточно длительные промежутки времени (до 24 ч); при этом функциональное истощение совершенно исключено. Привыкание часто смешивают с угасанием ориентировочного рефлекса, что, несомненно, очень удобно для физиолога, однако этолог не может этим ограничиться. Конорский считает, что в основе привыкания лежит формирование тормозных связей между соответствующими центрами, подобно тому как это происходит при условных реакциях. По его мнению, этим и объясняется поразительное сходство обоих процессов. Например, когда на животное перестают воздействовать раздражителем, привыкание ослабевает и реакция, подобно угашенному условному рефлексу, может восстановиться. Однако теория интерференции условной и тормозной реакций опровергается данными о ходе угасания в условиях, когда устраняется только раздражитель и ничего более не меняется. В этом случае совершенно непонятно, чем может быть вызвана интерференция. Кроме того, обучение оказывается более эффективным, если отдельные «уроки» разделены некоторым промежутком времени. Угашение же, напротив, происходит быстрее, если оно осуществляется «массированно». Известны и другие случаи, когда оба процесса при использовании одних и тех же раздражителей развиваются неодинаково. Следовательно, гипотеза об интерференции двух процессов, которая не объясняет даже угашение условного рефлекса, тем более не может объяснить привыкания.

Последователи Павлова, а также последователи Халла обратились к концепции, которую первые называют *внутренним торможением*, а вторые — *реактивным торможением*. Для Павлова торможение — это активный процесс, который противодействует образованию условного рефлекса [1]. По Халлу, торможение также является активным процессом, но этот процесс развивается при каждом конкретном действии независимо от того, подкрепляется оно или нет, тогда как привыкание развивается только после неподкрепляемых реакций. Сторонники идеи реактивного торможения постулируют, что каждая осуществленная животным реакция уменьшает вероятность своего повторения в отсутствие подкрепления, а каждая подкрепленная реакция, напротив, увеличивает эту вероятность.

Однако исследования последних лет убедительно показали, что уменьшение числа ответов при прекращении подкрепления связано не столько с самими реакциями животного, сколько с вызвавшими их раздражителями. Приведем следующий пример. Кимбл и Кендалл (1953) провели сравнение двух групп крыс: в одной группе вызывали угашение реакций, многократно оставляя их без подкрепления, а в другой крысам предъявляли слабые раздражители, неспособные вызвать нормальную реакцию. Оказалось, что во второй группе угасание произошло быстрее, чем в первой, т. е. именно повторение неподкрепляемых раздражителей, а не повторение реакций на них вызывает угасание.

Трудности, связанные с понятием «привыкание». Понятие это само по себе не совсем ясно, и Хайнд, изучавший реакцию

[1] Это крайне вульгаризованный взгляд на торможение. Внутреннее торможение не противодействует образованию условного рефлекса, а приспосабливает его к конкретным условиям среды; оно служит средством координации условнорефлекторной деятельности.— *Прим. ред.*

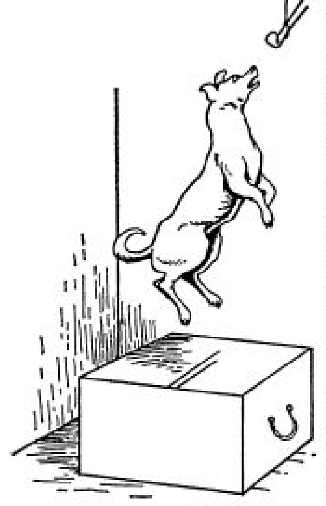
зябликов на чучело совы, установил, что одновременно существуют тенденции как к ее ослаблению, так и к усилению. Если интервал между действием раздражителей сокращается, то преобладает первая тенденция. Таким образом, привыкание представляет собой результат взаимодействия нескольких процессов, требующих разного времени для своего восстановления после полного исчезновения (несколько секунд, минут или недель), причем эти процессы могут быть специфичны или неспецифичны для раздражителя, вызывая либо уменьшение, либо увеличение силы реакции. Сопоставим это с тем, что происходит при выработке реакции различения, когда, например, птицу обучают брать пищу из кормушки, закрытой белой крышкой, и не обращать внимания на пустую коробку с черной крышкой. У нее вырабатывается не только положительная реакция на белый цвет, но и торможение на черный. Оказалось, что эти два процесса развиваются с неодинаковой скоростью. Способность выполнять положительную реакцию сначала очень незначительна, но до 10-й недели увеличивается очень быстро, а затем, до 40-й недели, снижается; что же касается способности к развитию внутреннего торможения, то она, напротив, к этому времени достигает своего максимума. Разнообразные воздействия в раннем детстве влияют именно на эти способности животного. Отсюда понятны разногласия при оценке влияния возраста на обучение: по-видимому, все зависит от задачи, которая используется для сравнения, и от соотношения способностей к выработке положительных и отрицательных условных реакций. Вот почему в разных случаях лучших результатов могут достигать то более молодые, то более старые животные.

Это положение очень ясно вытекает из работ Луна, а также из работ Парамоновой и Панчковой на детях. Ребенок трех лет может научиться нажимать на кнопку в ответ на красный сигнал, но обучение идет плохо и он слишком часто реагирует еще и на зеленый. Все эти авторы объясняют такой результат отсутствием способности к торможению неправильных реакций, которая формируется только к 12...13 годам.

ОСОБЫЕ ВИДЫ ОБУЧЕНИЯ: ИНСАЙТ, ОТСРОЧЕННЫЕ РЕАКЦИИ, ПОДРАЖАНИЕ

Инсайт. Торп, по нашему мнению, наиболее удачно определил инсайт как внезапное осуществление новой адаптивной реакции без предварительных проб и ошибок. Многие даже рассматривали инсайт как выражение способности к образованию понятий. Сразу же возник вопрос о том, насколько инсайт отличается от обучения методом проб и ошибок.

Использование орудий как пример инсайта. Описаны случаи использования животными орудий. Например, морская выдра, подняв со дна моря камень, разбивает об него раковины моллюсков. Некоторые птицы используют камни для того, чтобы разбить раковины улиток, а ягнятник-бородач бросает кости с большой высоты на скалы, чтобы разбить их и добраться до костного мозга. Однако все это врожденные действия, достояние вида в целом (так, во всяком случае, принято считать, поскольку нет доказательств того, что не все представители вида в этом отношении одинаковы). Кроме того, в описанных примерах животные никак не манипулируют орудиями. Нас же интересует применение орудий в условиях, исключающих возможность обучения методом проб и ошибок, т. е. то, что оправдало бы применение понятия «инсайт». Такие примеры слишком редки, но они наводят на мысль о родстве с «галечной культурой» австралопитеков, использовавших камни почти без обработки.



Фиг. 71. В опыте Сэрриса (1938) собака хватала высоко подвешенную кость, предварительно подставив под нее ящик.

По нашему мнению, даже когда шимпанзе используют палку для того, чтобы достать плоды, нельзя говорить об инсайте. Берч в 1945 году повторил эти опыты на шимпанзе, воспитанных в неволе с самого раннего возраста, так что было известно, что они умеют и чего не умеют делать. Оказалось, что только один из всех смог доставать плоды палкой — как раз тот, который раньше играл палками. Тогда остальным шимпанзе также дали для игры палки, и оказалось, что во втором опыте все они сумели использовать их как орудие. Однако в опытах Шиллера (1952) ничего подобного не наблюдалось: хотя его шимпанзе много и активно играли в детстве палками, это ничуть не повлияло на их способность манипулировать удочкой и палкой.

Ниссен, Шоу и Семмс (1951) изучали последствия ограничения подвижности на шимпанзе с самого раннего возраста. Они работали с обезьянами, которых до начала опыта лишили возможности пользоваться руками, надев им на руки специальные коробки. У таких обезьян способность к восприятию размеров, формы и рельефа не изменилась, тогда как координация движений оказалась сильно нарушенной. Они не могли, например, взбираться

на деревья. Таким образом, можно видеть, что способность к манипулированию *проходит иногда через незаметную стадию проб и ошибок*, и возможно, что так же обстоит дело во многих случаях, которые расцениваются как инсайт.

Задачи на обход преграды. Способность некоторых животных без предварительных проб и ошибок обходить препятствия также можно рассматривать как случай инсайта. Возможность решения таких задач в значительной мере зависит от того, видит ли животное конец препятствия. Если он исчезает из виду хотя бы на короткое время, то задача сильно осложняется или даже становится неразрешимой.

Все же у крыс возможен инсайт. Здесь уместно напомнить опыты Харлоу по серийному обучению. Предлагая обезьянам все более сложные задачи в лабиринте или на различение, он пришел к выводу, что они в конце концов быстро *выучиваются обучаться*. При решении каждой новой задачи они действуют уже не наугад, как раньше, а с «приготовлениями», что наводит на мысль о построении гипотезы или даже об инсайте. Очень существенно, что, по данным Коула (1951), построение гипотез и инсайт вступают в действие в тех случаях, когда новая задача лишь ненамного превышает возможности животного. Если же это превышение велико, то животное опять возвращается к «примитивному» решению проблемы по методу проб и ошибок или просто действует наугад. Индивидуальные способности животного к решению предельных по трудности задач очень разнообразны, чем, кстати, могут объясняться расхождения в результатах, полученных разными авторами.

Отсроченные реакции. Многие авторы рассматривали способность к выполнению реакций спустя долгое время после действия соответствующих раздражителей как проявление *интеллектуальной* деятельности, по крайней мере у высших животных. Однако другие исследователи рассматривают такие отсроченные реакции просто как обычный случай *запоминания*. В самом деле, в естественных условиях животному приходится, например, запоминать очень сложный план местности (см. гл. X, об аммофилах), а обезьяна в лабораторных условиях выполняет различные действия (в том числе с использованием тех или иных орудий) спустя многие годы после того, как она им научилась (Клювер, 1937). Но если отсроченная реакция должна осуществляться без использования пространственных ориентиров, то задача становится гораздо более трудной, почти невыполнимой для обезьян и птиц (несомненно, ввиду отсутствия у них способности к оперированию символами, для которой необходим язык). В природных условиях, сталкиваясь с реальными задачами своей обычной жизни, которые их «интересуют», животные способны к поразительно длительным «отсрочкам» (стр. 368).

Методика множественного выбора. Осуществление реакции выбора по многим признакам представляется результатом процесса обобщения, почти равноценного инсайту. Один из вариантов этой методики состоит в том, что животные должны, например, выбрать коробку с определенным числом точек на крышке независимо от ее положения или же коробку, находящуюся в определенном положении по отношению к другим (например, всегда третью коробку слева). В этом отношении интересны опыты О. Кёлера и его учеников на вбронах и белках (стр. 378).



Фиг. 72. Шимпанзе подражает действиям человека.

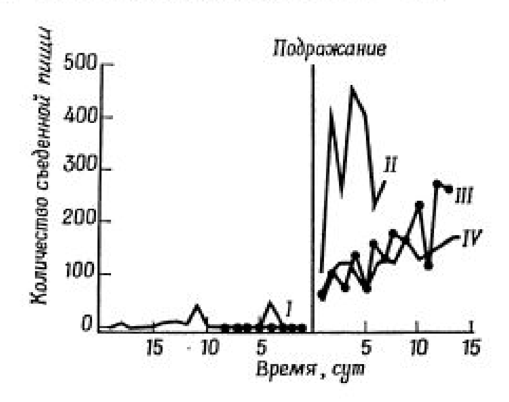
Подражание. Многочисленные случаи подражания у животных, несомненно, соответствуют социальному «облегчению» и явно не включают высших форм инсайта. Иногда подражание представляет собой совершенно автоматическую условную реакцию. Например, Кац и Ревеш (1921) наблюдали, как даже сильно перекормленные цыплята, уже отказывающиеся от пищи, начинают есть, если на их глазах едят другие.

Ахметели (1941) сделал очень важное наблюдение. Оказалось, что голубь может научиться вести себя определенным образом перед ящиком с пищей, наблюдая за поведением другого голубя [1]. Эта форма поведения, несомненно, включает в себя элемент инсайта, поскольку, как показали опыты, функция «зрителя» состоит в улавливании связи между вознаграждением и раздражителем. При этом лучшие результаты отмечаются у тех птиц, которые могли видеть из своих клеток не только выполнение уже выработанной реакции, но и весь процесс ее становления с его неизбежными ошибками. Харлоу показал, что «исполнитель» не обязательно должен принадлежать к тому же виду, что и «зри-

[1] Еще ранее значение наблюдения за выполнением условнорефлекторного акта для обучения было исследовано Штодиным и Кряжевым.— *Прим. ред.*

тель». Обезьяны, например, могут научиться правильному выбору, если нужный предмет укажет им экспериментатор. Наконец, Хейс научил своего любимого шимпанзе по команде «сделай, как я» повторять его гримасы (фиг. 72). Оказалось, что обезьяна в этом отношении совершенно не отличается от ребенка соответствующего возраста.

Подражание распространено и у *диких животных*. Например, в Англии синицы научились протыкать клювом крышки молочных бутылок и выпивать сливки. Этот трюк, «изобретенный» отдельными птицами, переняли другие, так что он широко распространился в довольно большом районе, и молочники уже не осмеливались оставлять по утрам молоко у дверей домов. Вероятно, первые синицы научились этому методом проб и ошибок, а остальные — подражая первым. По наблюдениям Тинбергена, одна птица может даже *заставить* другую подражать себе. Оказалось, например, что в первое время после вылупления гусениц лишь очень небольшое число их поедается птицами, однако вскоре положение резко меняется. Дело в том, что каждая птица, обнаружив новый источник пищи, приводит к ней своего супруга. У птиц чувство страха перед змеями и хищниками вопреки распространенному мнению не всегда является врожденным и в ряде случаев, несомненно, возникает как результат подражания (в очень раннем возрасте) взрослым.



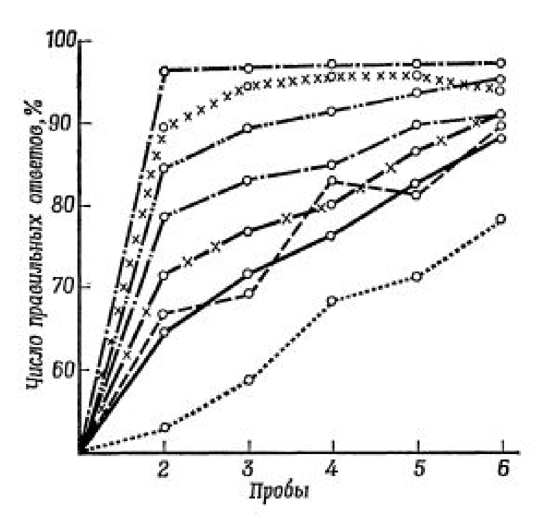
Фиг. 73. Количество пищи, съедавшейся тремя обезьянами до (*I*) и после (*II*—*IV*) того, как они видели, что эту пищу едят другие.

Кривая *I* — все три обезьяны до подражания; *II* — Ахилл, 10 дней подражания; *III* — обезьяна IB, 15 дней подражания; *IV* — обезьяна DN, 18 дней подражания.

Для нас наиболее интересны случаи *подражания новым или маловероятным действиям*, для которых не существует специфической *врожденной* основы. Изучение таких реакций поможет понять сложный вопрос о том, как животные «осознают» себя по отношению к другим животным. Сейчас зоопсихология пока еще недостаточно вооружена для решения таких задач.

Установка обучения (фиг. 74). Как мы уже указывали ранее, в самом процессе обучения заметно возрастают его скорость и точность. В связи с этим возникает ряд сложных вопросов. Харлоу, описавший это явление у высших обезьян, предложил несколько вариантов его объяснения (при этом он отдельно рассматривает различение раздражителей и формирование ответной реакции).

1. Если само различение раздражителей осуществляется очень быстро, а ответная реакция вырабатывается гораздо медленнее, то прогресс при серийном обучении может быть связан с ускорением этого второго процесса.



Фиг. 74. Как у обезьяны образуется установка обучения (по Харлоу, 1949).

Правильные ответы (в опытах на различение) в последовательных пробах: результаты первых проб отражены на нижних кривых, а последних проб — на верхних кривых.

2. Возможно, что различение вырабатывается быстро, а научение связано не с приобретением нового, а с вытеснением какого-то старого навыка, который мешает научению. В этом случае серийное обучение может ускорять процесс вытеснения.

3. Если медленно происходит сам процесс различения, то при серийном обучении он может ускоряться благодаря лучшему ознакомлению с раздражителями в предыдущих опытах.

4. Возможно, что обучению мешает перенос предшествующего опыта при переходе от одной задачи к другой; в таком случае серийное обучение повышает специфичность реакций, не влияя на различение раздражителей.

При нынешнем состоянии наших знаний трудно решить, какое из этих предположений ближе к истине, однако следует подчеркнуть важное значение *автоматизма*, который особенно силен у животных с менее развитой психикой, например у кошек. Они сразу же усваивают значение раздражителей и используют этот опыт при решении всех остальных задач серии, что очень мешает

дальнейшему обучению. Подобный автоматизм, как известно, характеризует низший уровень развития психики, а гибкость при обучении — высший.

Риопел считает, что приматы способны объединять опыт, полученный в двух не связанных между собой ситуациях, используя его для совершения какого-то действия, которое и принесет им вознаграждение; одним словом, они могут *рассуждать*. После 17 000 опытов Ниссен смог научить шимпанзе решать задачу, которую можно сформулировать следующим образом: из разных квадратов, различающихся по двум признакам сразу (например, цвет + форма или кайма + выступы), надо выбрать больший, если же квадраты различаются лишь по одному признаку (цвет, форма, кайма), то надо выбрать меньший. К концу этих опытов у шимпанзе по кличке Фрэнк отмечался довольно хороший результат—71% правильных решений. Но, разумеется, нельзя утверждать, что у обезьян эта задача формулируется так же, как и у человека.

Простота задачи может мешать обучению. Шимпанзе и другие высшие обезьяны манипулируют различными предметами так же легко, как и дети, причем их реакция тем активнее, чем больше и разнообразнее выбор предметов, используемых в опыте. Следовательно, стремление к упрощению ситуации, которое диктуется желанием поставить более чистый опыт, может помешать выявлению некоторых особенностей поведения.

Интересно, что чем старше ребенок, тем хуже результат (или, может быть, тем меньше он проявляет интереса?) в слишком простых экспериментальных ситуациях. Опыт проводили на детях от 4 до 19 лет; им предлагали нажимать на рычаги, когда экспериментатор стучал по столу карандашом. Оказалось, что реакция вырабатывается тем лучше, чем дети младше и с очень большим трудом после 13—14 лет. По-видимому, верно, что «чем больше развита координация реакций на воздействия среды, тем менее способен испытуемый к выполнению простых условнорефлекторных реакций» (Торп).

Выработка условных реакций у человека. Вырабатываются ли условные рефлексы у человека? Разумеется, да, но здесь этот процесс имеет ряд важных особенностей. Например, Красногорский и его сотрудники вызывали условнорефлекторное слюноотделение у детей, а Разран — у взрослых, *но только в том случае, если испытуемые не отдавали себе отчета в цели эксперимента.* Ле Ни сформулировал это следующей фразой, важность которой сам, кажется, недооценил: «Для того чтобы выработать у человека классический условный рефлекс, нужно отвлечь его сознание, мысли, желания, все его высшие процессы». Иными словами, можно было бы использовать затруднения при образовании условных рефлексов как показатель понимания эксперимента.

И, напротив, мы можем совершенно сознательно вырабатывать целые цепи условных рефлексов, например когда учимся ездить на велосипеде или даже играть на скрипке (постепенно движения становятся совершенно автоматическими, и, научившись играть, мы о них совершенно не думаем).

Что касается *условных реакций* на словесные раздражители (вспомните, например, опыт Иванова-Смоленского: звук метронома, затем слова «метрополь», «метрострой» и т. д.), то у детей успех гарантирован только в отношении слов, имеющих сходное звучание, но не смысл. В экспериментах со взрослыми, напротив, слова должны быть родственны прежде всего по смыслу, а не только по звучанию.

Реактивное торможение у человека. Бродбент в своих последних работах проводит систематическое сопоставление данных о поведении животных с данными, полученными в опытах на человеке. Это своеобразная модификация антропоморфического подхода, а цель ее — лучше понять поведение животных через поведение человека.

Интересно, например, привести данные о реактивном торможении, которые Бродбент, ссылаясь на работу Ганье, использует в своих сравнительных исследованиях. Ганье изучал поведение человека в двух экспериментальных ситуациях. В первом случае испытуемому предлагали следить за целью, вращающейся по кругу, а во втором — раздражитель перемещался беспорядочно; испытуемому предлагали, например, управлять моделью самолета в ответ на мнимые изменения внешних условий. В первом случае реактивное торможение было выражено гораздо сильнее, чем во втором.

Адамс поставил еще более интересный опыт. Он использовал установку, в которой испытуемый должен был следить за целью, равномерно перемещавшейся на вращающемся экране; при этом наблюдалось явное реактивное торможение; однако картина значительно усложнялась, когда опыт прерывался паузами. Если во время паузы испытуемый ничего не делал, то реактивное торможение ослабевало, если же он видел другого испытуемого, следящего за целью в такой же установке, то реактивное торможение было таким же, как если бы это делал он сам. В другой группе во время паузы испытуемым предлагали производить какое-то постороннее действие, например нажимать на кнопку, не связанную ни с каким раздражителем; в этом случае реактивное торможение ослабевало, тогда как пассивное длительное наблюдение за действиями других давало противоположный эффект. Вероятно, так же обстоит дело и у животных. Таким образом, возвращаясь к вопросу об относительной роли раздражителя и реакции, можно утверждать, что действующие на животное раздражители имеют, вероятно, большее значение, чем его реакции.

Обучение и теория информации. Когда человек каждым ухом одновременно воспринимает разные звуки, его внимание концентрируется только на одном из звуков. Однако то, что слышит второе ухо, не пропадает бесследно: испытуемый может определить, например, был ли то мужской голос, или женский, или просто шум. Когда сигналы, идущие по обоим путям, несут мало информации, испытуемый может отличить один от другого, а если много,— то не может. Возвращаясь к проблемам поведения животных, нужно указать, что было бы гораздо плодотворнее попытаться применить к решению вопроса о прерывистости или непрерывности обучения теорию информации, а не ограничиваться по-прежнему понятиями «раздражитель» и «реакция». Необходимо учитывать количество информации, которое несут разные раздражители, что позволило бы объяснить различия в их влиянии. Если раздражители сильно различаются, то сенсорные фильтры, которые могут пропустить только ограниченное количество информации, выбирают лишь один из них. Вероятно, можно было бы избежать некоторых трудностей, стоящих перед теорией подкрепления, установив сначала, проходят или не проходят через сенсорные фильтры соответствующие раздражители.

Возможно, впрочем, что на свойства этих фильтров влияют побуждения. Это, в частности, следует из опыта Эрнандец-Пеона, Шерера и Жуве́, которые показали в 1956 году, что у бодрствующей кошки реакция кохлеарного ядра на серию щелчков пропадает, если одновременно со щелчком она видит мышь. Опыты на человеке ясно показывают избирательность восприятия — мы способны выделять одни раздражители и игнорировать другие. Как правило, наше внимание не задерживается на однообразных сигналах. Мы заучиваем только то, что мы восприняли, и хорошо воспринимаем только то, что нас интересует. Очень вероятно, что так же точно обстоит дело и у животных.

ПРИМЕРЫ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ К ПРОБЛЕМЕ ОБУЧЕНИЯ

Нейрофизиологические теории обучения весьма многочисленны, но большинство из них представляют лишь исторический интерес.

Эквипотенциальность мозга. Эту концепцию высказал Лешли, основываясь на результатах своих излюбленных экспериментов над мозгом крыс. Один из его методических приемов состоял в разделении путем перерезки зрительной и двигательной областей коры взрослой крысы и в последующей выработке у нее реакций, связанных со сложным различением (например, ее обучали в черном лабиринте избегать отсека X и направляться в отсек Y, а в полосатом лабиринте избегать отсека Y и направляться

в отсек X). В этих опытах выявилась множественность и взаимозаменяемость сенсо-моторных связей. В другом варианте опытов изучалось поведение крыс в лабиринте после удаления разных по величине участков коры. Запоминание оказалось пропорциональным количеству оставшейся мозговой ткани независимо от ее локализации.

Оказалось также, что области первичных проекций участвуют в обучении, даже когда соответствующие им органы чувств разрушены. Например, слепых крыс обучали проходить лабиринт, а затем повреждали у них зрительную кору. В этом случае нарушение запоминания также зависело от размеров повреждения. Впоследствии Цанг показал, что даже у слепых от рождения крыс разрушение зрительной коры ведет к нарушениям поведения.

Лешли с удивлением обнаружил, что навыки зрительного различения сохраняются, если остается хотя бы десятая часть зрительной зоны, независимо от ее расположения. На этом основании он пришел к заключению, что количество удаленного мозгового вещества более важно для запоминания, чем локализация удаляемых участков.

Кречевский изучал влияние разрушения коры на исследовательское поведение. Известно, что если до конца лабиринта можно добраться несколькими путями равной протяженности, то крысы обычно выбирают каждый раз новый путь. При повреждении коры эта тенденция нарушается, причем тем сильнее, чем обширнее разрушенная область, независимо от ее локализации. То же самое справедливо и для инстинктивного поведения. В опытах Бича материнское поведение нарушалось тем сильнее, чем большая область коры была повреждена. Сходным образом изменяется и способность самцов крыс к спариванию, хотя в этом случае *влияние повреждения можно компенсировать введением соответствующих гормонов.*

Эквипотенциальность мозга и среда. Работа Цангвилля (1961) ясно показывает, что Лешли, и особенно его ученики, слишком буквально придерживались этой теории. В частности, неверно, что в мозгу совершенно отсутствует точная локализация функций. Однако в основных чертах понятие эффекта массы принято нейрофизиологами, и, как мы увидим, в связи с этим возникает ряд трудноразрешимых вопросов.

Последние данные нейрофизиологии объясняют некоторые противоречия, связанные с теорией эквипотенциальности. В самом деле, есть основания считать, что эквипотенциальность коры тем выше, чем однообразнее среда, в которой выросло животное, и наоборот (Лэндсел, 1953; Смит, 1959; Пинто-Хэнни, 1961). Оказалось, что у крыс, выращенных в маленьких клетках, эквипотенциальность коры выражена сильнее, чем у крыс, выращенных в просторных клетках, в которых были разложены разно-

образные предметы. Однако эквипотенциальность коры у крыс, содержавшихся в маленьких клетках, исчезает, если клетки время от времени переставлять на другие места.

Наконец, эффект массы (мозга) проявляется, видимо, по-разному в зависимости от сложности задачи. Так, удаление слуховой коры у кошки ухудшает сложные условные реакции на два разных звука, но не изменяет реакции на простой звук.

Разрушение следов памяти. В 1961 году Джерард показал, что запоминание у хомячков нарушается, если после опыта вызвать у них электрошок. Если раздражение током применяют через 5 мин после опыта, то запоминания вообще не происходит, а если через 15 мин, то оно значительно ухудшается; даже если раздражение наносят через час, то в запоминании наблюдаются определенные сдвиги.

Совершенно очевидно, что изменения в состоянии нервной системы не одинаковы через 5 и 15 мин после обучения, но до настоящего времени точная природа этих изменений неизвестна.

Существует *множество разновидностей обучения*, и при решении разных задач в мозгу могут возникать различные процессы. Например, как показали Брейди и Хант, после нескольких эпилептических припадков у крыс может пропадать *реакция избегания* и сохраняться способность нажимать на рычаг, чтобы напиться (инструментальная реакция).

Раздражение лимбической системы. Лимбическая система — филогенетически наиболее древняя часть мозга; к ней относятся основания обонятельных луковиц, миндалевидные ядра, гиппокамп, гипоталамус и ряд других структур. Лимбические структуры принимают различное участие в процессе обучения (этому вопросу посвящено огромное количество исследований). Приведем для примера знаменитые опыты Олдса с применением методики «самораздражения», когда животное (больше всего опытов проведено на крысах, меньше — на кошках и обезьянах), нажимая на рычаг, могло само раздражать определенные участки мозга, в которые были вживлены электроды, или, наоборот, выключать непрерывно подаваемый на них ток. Эти опыты позволили выявить локализацию двух систем структур, возбуждение которых дает эффект подкрепления или наказания [1].

Мозг как динамическая структура. Мозг — это вовсе не статическая структура, для приведения которой в активное состояние обязательно нужно возбуждение извне. Судя по электроэнцефалограммам, он все время находится в состоянии активности, так что, перефразируя известное изречение, можно сказать, что мозг

[1] Подробнее см. статью Дж. Олдса «Выявление подкрепляющих систем головного мозга методом самораздражения», в книге «Механизмы целого мозга», ИЛ, М., 1963.— *Прим. ред.*

«выделяет» активность, как печень желчь; даже торможение отдельных его областей представляет собой активный процесс. По представлениям Фессара, постоянная активность мозга, в частности его коры, обеспечивается в значительной степени за счет ретикулярной формации.

В качестве примера нейрофизиологических теорий о механизме обучения приведем здесь гипотезу Фессара. Он исходил из того, что у бодрствующего животного более или менее активна вся кора, а возбудимость нейронов повышается после каждого прошедшего через них импульса. Такая циркуляция возбуждения в замкнутых цепях нейронов (реверберирующее возбуждение) поддерживает в нервной сети определенный уровень синаптической проводимости. А так как всякое увеличение активности вызывает более или менее длительное облегчение, постсинаптические потенциалы *всех* элементов сети, связанных с нейроном, возбудимость которого повышена, также возрастут, поскольку они получили более сильное возбуждение. За счет облегчения этих нейронов начнут разряжаться некоторые прежде «молчавшие» нейроны. Тормозные процессы могут распространяться тем же способом. Кроме того, в нервной системе имеются группы поливалентных нейронов, связанных с разными сенсорными входами, благодаря чему облегчение может передаваться группам нейронов других модальностей. Сенсорные воздействия, не оказывающие непосредственного влияния на выход сети, могут все же повлиять на него при многократном повторении. При выработке условного рефлекса раздражители А и Б воздействуют на нервную сеть с интервалом в несколько секунд, и каждый вызывает повышение проводимости в некоторой зоне, причем их действие может объединяться через нервную сеть. Тогда раздражитель Б благодаря изменению проводимости (облегчение), вызванному раздражителем А, будет каждый раз вызывать все более сильный эффект и, наконец, начнет воспроизводить эффект А.

Эта схема, несомненно, может объяснить результаты опытов Лешли, Шоу и Семса (1951), которые показали, что помещение в кору головного мозга обезьяны перекрещивающихся металлических пластинок, которое должно бы было полностью нарушить проведение и распространение электрического поля, на самом деле не вызывает никаких изменений.

ОБУЧЕНИЕ И ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАММА

Анализ множества электроэнцефалограмм, записанных нейрофизиологами во время обучения, показывает, что только в начале обучения, когда у животного появляется ориентировочная реакция, в электрической активности мозга наблюдаются отчетливые сдвиги, которые исчезают, когда обучение завершено и животное

научается решать свою задачу механически. Например, обезьяна, которую только начинают обучать нажимать на рычаг, находится в состоянии возбуждения, и это возбуждение отражается на электрической активности ее мозга. Напротив, в конце обучения животное ничуть не возбуждено, так что кажется даже, что оно вовсе не обращает внимания на сигналы, однако реагирует на них правильно. Наконец, на разных этапах обучения активируются, по-видимому, *разные структуры* мозга, т. е. его активность подвергается в ходе обучения значительной перестройке. Например, потенциалы действия, измеряемые *в определенном месте в определенный момент* обучения, могут позднее полностью исчезнуть. Галамбос очень точно заметил, что наши записи отражают *подготовку к обучению, а не сам этот процесс*. Необходимо учитывать, что изменения электрической активности мозга зависят от *ранее достигнутого уровня обучения*. Не этим ли объясняются расхождения в результатах, полученных разными авторами?

Изменения ЭЭГ во время обучения. Перечислим некоторые из них:

1. У кошек и обезьян короткий звуковой или световой сигнал вызывает во всех областях коры различные по силе и длительности изменения ЭЭГ, которые, несомненно, соответствуют ориентировочной реакции, или, как ее еще называют, *реакции внимания*.

2. Подкрепление этих сигналов (например, пищей) вызывает увеличение *амплитуды* и *длительности* изменений ЭЭГ во всех корковых отведениях.

3. Если сигнал должен вызывать какую-то инструментальную реакцию, например нажатие на рычаг, то изменения в ЭЭГ *уменьшаются* по мере выработки реакции и могут под конец совсем исчезнуть. Изменения в ЭЭГ появятся снова, если что-нибудь *помешает* осуществлению реакции.

4. В электрической активности таких *подкорковых* структур, как ретикулярная и лимбическая системы, звуковые и световые раздражители после подкрепления вызывают совершенно аналогичные изменения. Однако в коре имеются области, специфически реагирующие лишь на один из этих раздражителей.

5. Наркоз вызывает глубокие изменения в ЭЭГ.

СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ОПРЕДЕЛЕННАЯ СВЯЗЬ МЕЖДУ РАЗВИТИЕМ МОЗГА И ПОВЕДЕНИЕМ?

Этот вопрос возник вместе с наукой о поведении, но по-прежнему далек от разрешения. Один из подходов к его решению — изучение корреляций между определенной формой поведения и строением мозга.

Выработка простых условных рефлексов. В отношении классических условных рефлексов трудно сказать что-нибудь определенное, за исключением того, что здесь существуют значительные видовые различия, притом самые неожиданные и никак не согласующиеся с различиями в строении нервной системы. Например, Хилгард и Маркú, изучая условный мигательный рефлекс у собаки, человека и обезьяны, констатировали, что в этом отношении у человека больше сходства с собакой, чем с обезьяной. Авторы, определявшие оптимальный интервал между условным и безусловным раздражителем, установили, что он составляет 0,5 с для человека, 2 с для рыбы и обезьяны и более 2 с для свиньи.

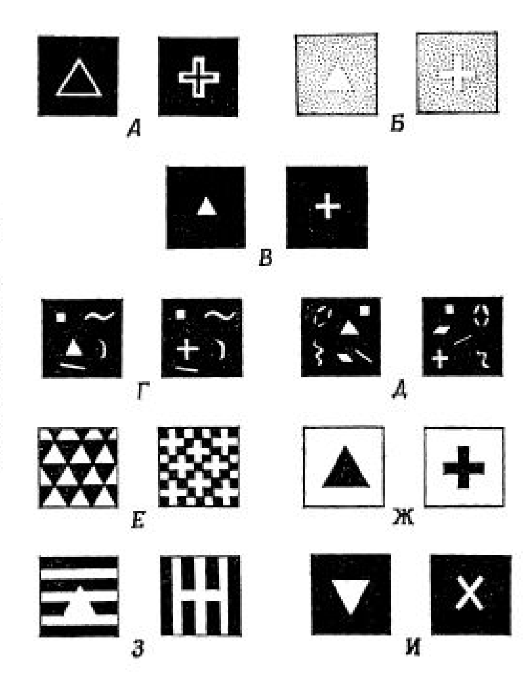
Перейдем теперь к *инструментальному обучению*. Сидмен в 1953 году сконструировал аппарат для выработки реакции избегания, в котором любая реакция могла избавить животное от электрического раздражения. Оказалось, что у золотой рыбки, голубя, крысы, кошки, собаки и обезьяны скорость образования соответствующей реакции совершенно одинакова! Сидмен отмечает, впрочем, что так называемое поведение избегания не позволяет выявлять межвидовые различия. Но если обратиться к простым инструментальным реакциям, когда вознаграждается какое-то определенное движение, то и в этом случае между рыбами и шимпанзе не обнаруживается четких различий (Разран, 1961; Воронин, 1962).

Условное различение сложных раздражителей. Здесь уже явно намечаются определенные различия. В опытах Воронина положительным раздражителем служил комплекс звук + свет, а отрицательным — каждый из этих раздражителей по отдельности. Оказалось, что у собак и павианов обучение происходит с одинаковой скоростью, у кроликов — с трудом, а у рыб оно невозможно.

При изучении угасания и переделки выработанных реакций также удается выявить некоторые различия. В опытах Воронина проводились последовательные переделки сигнального значения раздражителей; животных обучали сначала реагировать на раздражитель, а потом не реагировать на него до тех пор, пока они сразу же не переставали реагировать на положительный раздражитель, как только не получали после него подкрепления. Для выработки такой реакции павианам потребовалось 10 опытов, собакам — 7, кроликам — 12, курам — 36, черепахам — 50, а рыбам — 68.

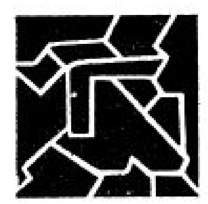
Примерно те же соотношения наблюдались при переделках инструментальных реакций различения. Собаки, шимпанзе и павианы обучались переделкам с одной-двух попыток, рыбам и черепахам требовалось почти столько же попыток, что и для начального обучения, а кролики заняли промежуточное положение.

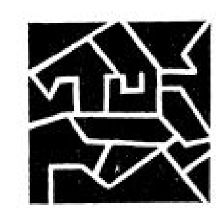
Пространственное различение и другие виды различения. При сравнении навыков пространственного различения в лабиринте не было выявлено никаких межвидовых различий (начиная от рыб



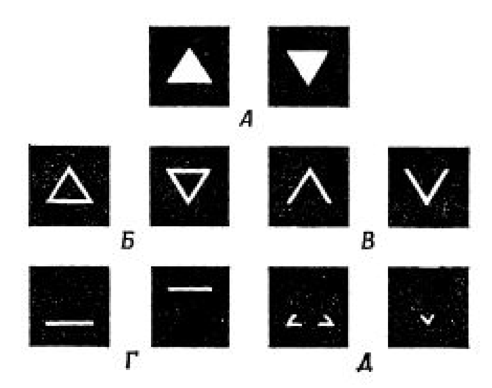
Фиг. 75. Задачи на различение (опыты на крысах) (по Дембовскому)

Крысы обученные отличать белый треугольник от белого креста (*А*), успешно справляются с выбором также и в том случае, если размер этих фигур изменяется или они маскируются другими (*Б — Е*); однако в вариантах (*Ж—И*), когда соотношение яркости фигуры и фона менялось на обратное или фигуры становились составной частью более сложных, животные не справлялись с задачей.





Фиг. 76. Крысы могут научиться различать сложные фигуры, подобные приведенным здесь (по Дембовскому).

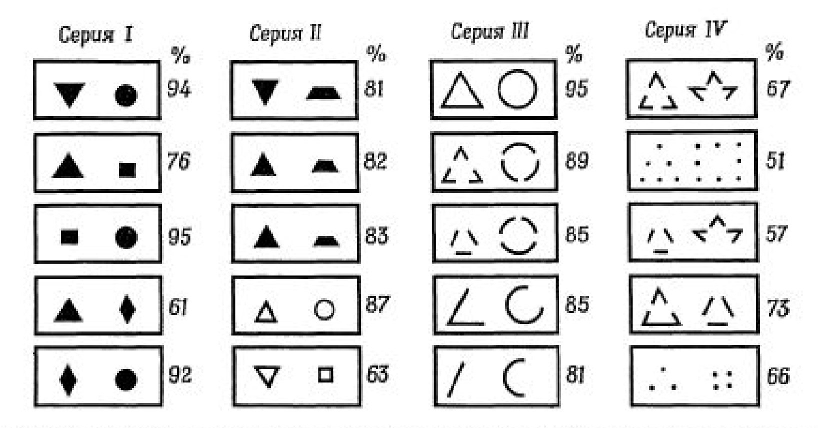


Фиг. 77. Крысы, научившиеся различать первую пару фигур (*А*), способны потом различать и другие пары (*Б—Д*) (по Дембовскому).

и кончая лошадью и макакой-резусом), тогда как индивидуальные различия оказались весьма значительными.

Навыки непространственного различения (когда раздражители предъявляются то справа, то слева в случайном порядке, что делает невозможным пространственную ориентацию) вырабатывались одинаково у всех позвоночных — от коровы до шимпанзе и умственно неполноценных людей (*однако люди и шимпанзе обучались несколько медленнее, чем лошади и коровы*) (Гарднер и Ниссен, 1948).

При исследовании обучения в сложном лабиринте Биттерман (1960) также не обнаружил существенных различий между птицами, крысами и обезьянами. Правда, Орбах (1959) нашел, что



Фиг. 78. Перенос навыка различения у молодого шимпанзе (слева направо).

Пример генерализации, когда подкрепляется только выбор фигуры с наибольшим числом углов. Для каждой пары раздражителей указан процент правильных решений.

обезьяны обучаются в лабиринте (другого типа) лучше, чем крысы, но сам он относит это за счет того, что у обезьян лучше зрение: подходя к разветвлению лабиринта, обезьяна издали видит, где тупик, а где продолжение пути, тогда как близоруким крысам приходится каждый раз доходить до самого конца. Вообще для обезьян (так же как и для птиц) зрительные ориентиры имеют большее значение, чем пространственные. Сравнивая котят и детенышей обезьян, Уоррен отмечает, что и те и другие гораздо больше занимаются исследованием лабиринта и игрой, чем поисками пищи, даже если они голодны. Интересно, что молодые обезьяны, случайно нашедшие пищу, иногда не трогают ее и отправляются дальше исследовать лабиринт.

Особые виды обучения. Вероятностное обучение состоит в том, что реакции на два альтернативных раздражителя

подкрепляются в случайном порядке и с разной частотой. В этом случае животные реагируют либо на каждый раздражитель пропорционально той частоте, с которой он подкрепляется, либо только на тот раздражитель, который подкрепляется чаще. Именно так поступают голуби и крысы, тогда как рыбы реагируют наугад. Что касается обезьян, то они либо реагируют на чаще подкрепляемый раздражитель, либо, как и человек, регулярно чередуют ответы. В общем же межвидовые различия для этой формы обучения хотя и существуют, но они не слишком сильно выражены.

З а д а ч а н а п р о м е ж у т о ч н ы й р а з д р а ж и т е л ь состоит в том, что животному показывают, например, три предмета разных размеров, а оно должно выбрать средний из них. Такая задача совершенно не под силу крысам, некоторые кошки решают ее лишь с большим трудом и только шимпанзе справляются с ней совсем легко. В данном случае, видимо, речь должна идти об абсолютном, а не относительном выборе, так как когда обезьяне показывают три новых предмета, сильно отличающихся по размеру от первых, то она выбирает не промежуточный (как следовало бы, будь выбор относительным), а наиболее сходный по размерам с «правильным» предметом в предыдущей серии опытов, так что иногда это оказывается, скажем, самый большой или самый маленький предмет из трех новых. Тем не менее это, пожалуй, почти единственный случай, когда удается наблюдать явное отличие приматов от других животных (фиг. 75—78).

Серийное обучение. Рассмотрим сначала самый простой случай — повторные регулярные переделки одной и то же задачи (на пространственное или непространственное различение). Как уже указывалось, рыбам эта задача непосильна, тогда как крысы, черепахи, куры, кошки и обезьяны решают задачи на оба типа различения достаточно хорошо (Воронин, 1962).

Но что касается образования так называемой «установки обучения» (Харлоу), то здесь обнаружены определенные различия (скорее количественного, чем качественного характера). У белок и крыс довольно слабый прогресс достигается после длительной тренировки, у кошек и мартышек он достигается всегда и в большей мере, хотя и медленно, а у макак-резусов — очень быстро.

Двойное чередование. Долгое время считали, что простое чередование осваивается только на основе кинестезии, тогда как решение задач на двойное чередование отражает способность к оперированию символами и характеризует более развитый уровень психики. Однако современные исследования показывают, что кошки и макаки-резусы вполне способны решать задачи на двойное чередование, а крысы, которые совершенно не могут освоить их во временно́м лабиринте Хантера, хорошо справляются с ними в проблемном ящике Скиннера. Кролики и макаки-резусы решают

их даже после почти полного удаления коры. Следовательно, тест с двойным чередованием также не позволяет выявить различия в способности разных животных к обучению.

Отсроченные реакции. Долгое время отсроченные реакции рассматривали как совершенно особый тип реакций, в которых животное создает представление о раздражителе в отсутствие реального раздражителя. Однако и в этом отношении до сих пор не найдено принципиальных различий между приматами и остальными животными. Видимо, эти реакции характеризуют способность скорее к запоминанию, чем к оперированию символами.

По способности к выбору по отличию (выбор предмета, отличающегося от всех остальных) и к условному различению (выбор в зависимости от свойств одновременно предъявляемых предметов) обезьяны мало или совсем не отличаются от остальных млекопитающих.

Как отмечал Уоррен, никто еще не смог дать определенного ответа на вопрос, чем способность к научению у приматов отличается от таковой у других позвоночных. Но, как он считает, можно с точностью сказать, в чем они сходны между собой:

а) выработка простых условных рефлексов или различений одинакова у всех позвоночных;

б) все млекопитающие (в отличие от других позвоночных) способны к вероятностному обучению и к переделкам;

в) приматы и другие млекопитающие не различаются между собой по способности к отсроченным реакциям, двойному чередованию, серийному различению и выбору по отличию.

Обезьяны Старого Света по скорости серийного обучения стоят впереди всех остальных млекопитающих, иногда осваивая очередную задачу с одной попытки, что не удается наблюдать у других животных. Шимпанзе превосходят кошек по способности к обобщению и переносу опыта, а макаки-резусы — по способности к переделкам реакций на определенный раздражитель.

Уоррен полагает, что «качественные различия в способности к обучению между млекопитающими и другими позвоночными гораздо сильнее выражены, чем полагали теоретики обучения (Халл, 1945; Скиннер, 1956). В то же время приматы отличаются от других млекопитающих совсем не так значительно, как это еще недавно представлялось приматологам».

ПОПЫТКА ЗАКЛЮЧЕНИЯ

Я много цитировал Уоррена, ибо мне хотелось показать, что мысли, которые я собираюсь сейчас высказать, встречаются уже в его работах. Но я хотел бы пойти дальше, тем более что просто излагать разрозненные факты — дело слишком уж простое.

Еще совсем недавно даже самым рьяным исследователям поведения белых крыс казалось само собой разумеющимся, что приматы — гораздо более сложный, более близкий к человеку и интересный объект, чем крысы, которых использовали только из экономии. Уоррен первый отметил, что различия в их поведении не так уж существенны, а иногда и вообще отсутствуют. Из анатомии же мы знаем, насколько отличается мозг крыс от мозга приматов, не говоря уже об их сенсорном аппарате. Кроме того, по мере углубления наших знаний о беспозвоночных (кстати, опять-таки при помощи метода условных рефлексов!) мы начинаем все более четко сознавать, что разница между позвоночными и беспозвоночными также гораздо меньше, чем думал, например, Уоррен. Весьма показателен в этом отношении пример головоногих. Мне кажется, я бы не удивился, если бы оказалось, что таракан, а то и дождевой червь способны к латентному обучению.

Их анатомические отличия от позвоночных не просто велики (как между крысой и обезьяной), они огромны. В самом деле, что общего между мозгом крысы и мозгом осьминога? Только то, что оба они состоят из нервных клеток, которые и соединены-то между собой совершенно по-разному.

Для того чтобы объяснить отсутствие резких различий в способности к научению при столь различной организации, нужно допустить, что либо строение мозга не имеет значения, либо наши лабораторные методы исследования обучения ничего не сто́ят. Я не решаюсь склониться ни к тому, ни к другому. Несомненно, можно найти какой-то компромисс, который позволил бы нам сохранить уважение и к анатомии и к методу условных рефлексов.

Пожалуй, проще всего допустить, что существует некий вид поведения, идентичный почти у всего живого — от обезьян до планарий, а может быть, и инфузорий,— и что именно этот вид поведения и привлек специалистов по условным рефлексам. Таким образом, долгие и ожесточенные поиски Леба, Уотсона, Павлова и их последователей, направленные на выделение элементарной единицы поведения, в общем увенчались успехом. Только теперь ясно, что она, эта элементарная единица, гораздо сложнее, чем они предполагали.

Итак, посмеем ли мы отвергнуть данные анатомии, которые свидетельствуют о том, насколько различны те нервные системы, которые так схожи по своей функции? Никоим образом! Дело в том, что специалисты по условным рефлексам, конечно, хорошо изучили элементарные основы поведения, но и только. Я думаю, стоит прибегнуть к одной плодотворной аналогии. Я имею в виду аналогию с вычислительной машиной. Все такие машины, от самых простых до самых сложных, также обнаруживают близкие «черты поведения», в основе которого лежат одни и те же общие принципы: все они способны выполнять определенные элементарные операции (сложение, вычитание, деление, извлечение квадратного корня и т. д.) и все они имеют память. Но в наиболее совершенные машины можно ввести очень сложную программу и даже приказать машине изменить ее, если она перестанет удовлетворять поставленной задаче.

Если использовать большую вычислительную машину для того, чтобы произвести сложение, то окажется, что этот «примат» выполняет его так же, как и «планария»— небольшая настольная счетная машина. Впрочем, ничто не помешает нам пойти дальше и исследовать, скажем, решение задач на все четыре арифметических действия. Однако такое исследование элементарных видов «поведения» ничего не дает для понимания природы больших вычислительных машин. Для того чтобы ее понять, надо предъявить машине не просто более сложные задачи, а задачи *совершенно иного порядка*.

Образно говоря (пусть даже это несколько преувеличено), когда мы вырабатываем условные рефлексы у планарий и у шимпанзе, мы в шимпанзе изучаем планарию. Я хочу сказать, что мы при этом только доказываем существование у шимпанзе некоего элементарного уровня поведения, который эволюция создала еще у их далеких предков в докембрийский период, когда они представляли собой организмы, столь же простые и мало дифференцированные, как планарии. Если такое обращение к истокам и важно, то мы гораздо больше узнаем, изучая планарий, чем шимпанзе. Как раз у низших организмов мы и имеем возможность узнать об условных рефлексах все, что о них следует знать,— именно у низших организмов, а не у собак, так как совершенно неизвестно, каковы те программы, которые эволюция вложила впоследствии в их мозговые извилины, и для чего служит все специализированное устройство их мозга.

Итак, самым насущным является сейчас вопрос, который я уже затрагивал во введении: как же, собственно говоря, нужно исследовать высшие организмы, чтобы понять, что делает обезьяну обезьяной, а человека человеком?

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОВЕДЕНИЯ У РАЗНЫХ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА IX

ПОЗВОНОЧНЫЕ

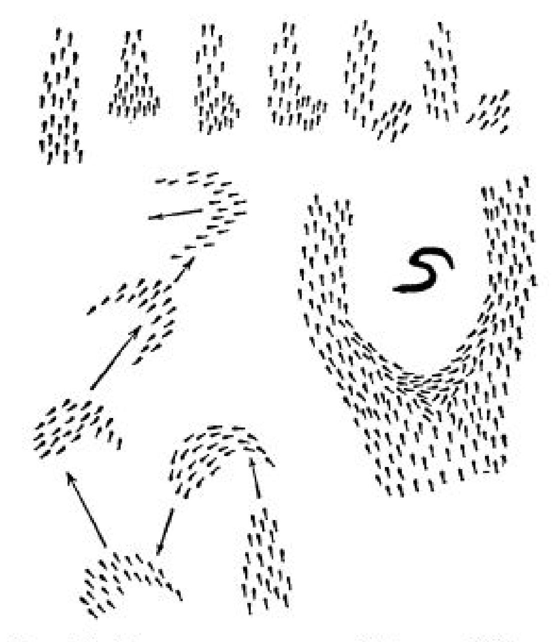
РЫБЫ

Поведение рыб характеризуется рядом особенностей, к числу которых прежде всего следует отнести их стремление передвигаться группами. Важная черта строения тела рыб, накладывающая отпечаток на все их поведение,— отсутствие цепких хватательных конечностей, в связи с чем инструментальное поведение играет весьма ограниченную роль в их жизни. Наконец, рыбы, подобно птицам, перемещаются в пространстве в трех измерениях.

Рассматривая общие вопросы инстинктивного поведения, мы касались и поведения рыб, в частности особенностей их размножения, способов узнавания молоди родителями и родителей молодью, а также закономерностей образования групп. По этому последнему вопросу необходимо сделать некоторые дополнения.

Взаимопритяжение. Как показал еще в 1937 году Пэн, эта черта поведения определяется тем, что рыб привлекают животные тех же размеров, что и их собственные. Именно этим обусловлено формирование гигантских косяков, в которых все рыбы движутся в одном направлении. Эту форму поведения нельзя считать приобретенной, так как только что вылупившиеся из икринок мальки тоже стараются сгруппироваться; даже две рыбы стремятся двигаться вместе (Кинлисайд, 1955). Берендс даже высказал предположение, что по крайней мере у цихлидовых рыб существует предпочтение некоторого «относительного размера»; известно, что рыбы в группе всегда распределены равномерно, как будто для

того, чтобы строго уравновесить зрительные раздражения с обеих сторон животного или чтобы все члены стаи были видны под определенным углом. Не менее важную роль играет, по-видимому, *характер движения.* Действительно, рыбы могут иногда подплывать к своим слепым сородичам, которые движутся довольно



Фиг. 79. Движения группы рыб Ammodytidae.

Вверху — часть рыб отделяется от группы. *Внизу слева* — группа изменяет направление движения. *Внизу справа* — поведение группы при появлении хищника.

медленно, но не только никогда не присоединяются к ним, а в некоторых случаях даже нападают на них. По данным Мерримена (1941), стаи рыб чрезвычайно стабильны и сохраняются долгое время.

Территория и приверженность к определенному месту. Территория у рыб делится на участок, в котором происходит размножение (рыбы защищают его очень активно), и более обширную территорию, в пределах которой они обычно плавают (при ее защите они проявляют меньшую агрессивность). Границы этой территории, как правило, очень четкие и запоминаются в основном с помощью зрительных ориентиров, хотя рыбы с плохим зрением, вероятно, пользуются для запоминания другими средствами; так, *Protopterus*, живущий в вырытых в иле норах, отыскивает их, по-видимому, при помощи осязания, а описанная Лисманом

«электрическая» рыба *Gymnarchus* ориентируется, вероятно, по изменениям проводимости воды. Она воспринимает их с помощью специальных рецепторов.

Приверженность рыб к определенным местам хорошо известна рыболовам. Ее подтвердили и исследования морских подводных лабораторий. Например, при наблюдении за коралловым рифом выяснилось, что в его расселинах каждую ночь укрываются одни и те же рыбы. Точность представления рыб о месте обитания хорошо иллюстрируется поведением бычков *Bathygobius*. Эта рыба обитает в лужах, оставляемых отливом; она может перебираться из одной в другую, прыгая по влажным камням, но потом непременно возвращается в свою. Точный механизм такого поведения неизвестен, но можно предполагать, что, плавая во время прилива, рыбы прекрасно запоминают окрестности.

Особый случай — способность рыб возвращаться «домой»; при этом они могут покрывать огромные расстояния (например, лососи). Сейчас установлено, что лососи, которые вылупляются из икринок в пресной воде, а затем уходят в море, к моменту нереста снова поднимаются в верховья рек, причем находят ту самую речку, в которой родились. В 1940 году Шаповалов установил, что если перенести икру *Salmo gardneri* из одной реки в другую, то рыбы будут возвращаться не в ту реку, где икра была выметана, а в ту, куда ее потом перенесли. Говоря точнее, 95% рыб вернулись в реку, где они появились на свет, и только 5% были найдены в речке, устье которой расположено дальше на 5...6 км.

Лососи уплывают в море настолько далеко, что всякая возможность случайного возвращения полностью исключается. Когда приходит время возвращаться в реки, лососи в течение многих недель передвигаются в море с огромной скоростью, проходя в день до 100 км. На основании данных Бремера (1961) создается впечатление, что по крайней мере некоторые виды рыб, подобно птицам, ориентируются по солнцу. Неизвестно, как обстоит дело у лососевых, но, по-видимому, у них солнце играет при ориентации лишь вспомогательную роль. В самом деле, рыбы, впервые покидающие реку, лениво плывут вдоль берегов, тогда как взрослые поднимаются к истокам посередине реки на большой глубине. Часто путь молодых и взрослых лососей бывает разделен расстоянием, превышающим радиус обзора. К тому же рыбы довольно близоруки и не могут с большого расстояния видеть особенности берега.

Хаслер показал, что рыбы узнают реки по физико-химическим особенностям воды. Прежде всего он обнаружил, что рыбы предпочитают запах воды из родной реки. Впрочем, имеют значение также величина pH, растворенные газы, температура, турбулентность потоков, а может быть, шум водопадов и порогов (например, для *Semotillus*).

Все эти предположения совершенно не объясняют того, как лососи ориентируются в море, где они выбирают кратчайшие прямые пути. Возможно, какую-то роль играет здесь эхолокация, с помощью которой можно определять глубину. Опыты, проведенные в лаборатории, показали, что у лососей в поиске выхода из лабиринта существенную роль играет латентное обучение (Торп). Характерное для многих рыб улучшение результатов при групповом обучении (см. ниже) может быть также очень важно для лососей — животных стадных. Впрочем, все эти сведения нисколько не помогают объяснить необыкновенное поведение этих рыб.

Некоторые особенности группового поведения. В 1947 году Гринберг, изучавший *Lepomys cyanellus*, установил, что наиболее крупные экземпляры становятся обычно вожаками при обучении в лабиринте. Известно, что подчиненные особи способствуют уменьшению напряжения в группе рыб, живущих на одной территории, так что удаление «омеги» вызывает волнение среди оставшихся. Итак, возможно, что для обеспечения мира в группе важна именно определенная ее структура.

Гаджер описал несколько случаев, когда рыбы плыли, выпрыгивали из воды и совершали другие эволюции вслед за вожаком, даже если его действия не имели приспособительного значения («панургизм»). Брезер и Гальперн приводят хорошо известный факт, что часто рыбы кормятся только в присутствии особей своего вида. Берендс описывает стереотипность поведения у цихлидовых: стремление выполнять одновременно одни и те же действия — соскребать водоросли со стекол аквариума, разрывать песок. Еще очевиднее это явление у тилапии. У молодых рыб, живущих группой, можно наблюдать два вида окраски: когда их ничто не беспокоит, на теле бывают видны две продольные полосы, а в противном случае — две вертикальные. Когда в аквариум с тилапиями помещают молодого хемихромиса, у них сразу появляется «окраска тревоги» (даже если хемихромис не приближается к ним).

Все эти явления заставляют допустить, что рыбы, подобно птицам, способны *узнавать* особей своего вида. Об этом свидетельствуют и многочисленные случаи, когда группы состоят всегда из одних и тех же особей. Есть даже наблюдения, допускающие возможность игр у рыб; однако они недостаточно точны.

Улучшение обучения в присутствии особей своего вида. Мы располагаем значительным числом работ, которые показывают, что золотые рыбки довольно легко обучаются в лабиринте. При этом очень важно, что при групповом обучении или в присутствии уже обученной рыбы обучение происходит гораздо быстрее. Действительно ли рыбы подражают друг другу, как приматы? Возможно, что это так, поскольку известно, что золотая рыбка легче проходит через лабиринт, увидев, как это делает другая; кроме того, часто

можно наблюдать, что обученная золотая рыбка плывет впереди необученной. Не исключено, впрочем, что дело не в настоящем подражании, а просто в успокаивающем влиянии присутствия сородича и в «констатации безопасности» выполняемых им действий (Торп). Впрочем, это возражение чисто формальное, поскольку такую возможность еще труднее допустить, чем подражание. По мнению Морроу (1948), кривые, полученные в опытах Уэлти, свидетельствуют о том, что обучение происходит методом проб и ошибок, чего не должно быть при подражании. Однако не исключено, что *уменьшение числа ошибок* при групповом обучении по сравнению с обычным происходит по какому-то особому закону, который следовало бы изучить специально. Помимо этого, Уэлти установил, что рыбы в группе *сохраняют приобретенные навыки* лучше, чем изолированные рыбы. Это довольно трудно объяснить. Однако вспомним опыты по изменению запоминания у крыс при воздействии электрошоком через разные промежутки времени после обучения. Чем меньше времени прошло после сеанса обучения, тем сильнее электрошок нарушает запоминание. Нельзя ли предположить, что изоляция также играет роль травмирующего фактора, тогда как групповая структура, напротив, соответствует нормальным условиям жизни? Однако надо еще доказать, что присутствие других особей при обучении действительно оказывает успокаивающее действие.

Восприятие и обучение. Хертер легко обучил гольянов (*Phoxinus loevis*) узнавать различные фигуры (круги, квадраты, треугольники, кресты) и различать одинаковые фигуры разных размеров. Мистерс (1940) показал, что колюшки, которые научились отличать квадрат от треугольника, сохраняют правильную реакцию даже при повороте фигур на 30°. При повороте на 45° различение затрудняется, а при дальнейшем увеличении угла поворота становится невозможным. Таким образом, здесь нельзя говорить ни о полном абстрагировании, ни о независимости восприятия фигуры и фона. Кстати, такая задача на различение фигур достаточно сложна и для птиц, и для обезьян. Вместе с тем рыбам хорошо удается различение червеобразных форм независимо от их числа и четкости контура.

Рыбы способны очень тонко различать также относительные размеры двух фигур. Роули (1934) удалось обучить золотых рыбок различать круги, диаметры которых различаются на 3 мм. Хертер (1930) показал, что у рыб бывают те же иллюзии восприятия, что и у человека.

По данным Перкинса и Уилера (1930—1931), рыбы могут научиться выбирать одну из трех интенсивностей освещения (абсолютный выбор). Золотые рыбки способны и к выбору самого интенсивного освещения из трех возможных (относительный выбор), причем яркость и положение источников света меняются

после каждой пробы. Выяснилось, что если абсолютная яркость меняется, то обучение идет лучше, чем если она остается постоянной. Перкинс и Уилер полагают, что эти результаты легче объяснить исходя из представления об инсайте.

По данным Сперри и Кларка, у рыб возможен перенос навыков различения с одного глаза на другой. Они обучали бычка *Bathygobius*, один глаз которого был закрыт, выбирать самую маленькую, самую высокую и наименее интенсивно окрашенную из двух карт. Когда первый глаз открыли, а «обученный» закрыли, то оказалось, что у отдельных животных, хотя и не у всех, навыки различения сохранились. Шальт (1957) показал впоследствии, что в отношении переноса полученных при монокулярном обучении навыков оба полушария мозга золотой рыбки совершенно независимы. Поскольку в этих опытах лучше всего обучаются те рыбы, у которых оба глаза открыты, Шальт считает, что здесь имеет место эффект массы мозга (в соответствии с теорией Лешли).

Укажем, что многие рыбы способны гораздо более тонко различать формы и звуки (например, голоса разных людей), чем это кажется необходимым при их образе жизни. Правда, недавно установлено, что рыбы издают и собственные звуки гораздо чаще, чем думали раньше. Тем не менее их высокие «сенсорные способности»— явление весьма интересное с точки зрения теории эволюции, поскольку, в сущности, совершенно непонятно, для чего они им нужны.

У рыб без особых трудностей вырабатываются *условные рефлексы* на большое число разнообразных раздражителей. Это было показано многими исследователями. В частности, Булл в 30 — 40-х годах изучал условные реакции на температуру, соленость, цвет, звуки, механические, электрические и химические раздражители (изменения pH, запахи и т. д.) у разных видов рыб. Оказалось, что рыбы некоторых видов обладают очень развитым обонянием. Например, морские собачки (*Blennius gattorugina* и *B. pholius*), которым предлагали растворенные в морской воде экстракты питательных веществ, улавливали очень малые различия в их концентрации (0,0003 и 0,0007%). У *B. gattorugina* удалось выработать условную реакцию на возрастание солености на 3% и на мгновенное ее увеличение (на 36‰). Морские камбалы обучаются труднее, чем другие рыбы. Возможно, малоподвижный образ жизни на большой глубине на песчаном дне привел к снижению их способности к обучению.

Обучение методом проб и ошибок, несомненно, может осуществляться у многих рыб. Сандерс, например, обучал рыб плыть к пище при виде ярко освещенного диска. Затем ему удалось объединить с этим зрительным раздражителем химический (амилацетат) и перейти к выработке рефлекса второго порядка, используя амилацетат как первичный раздражитель, а зрительный

раздражитель — как подкрепление. Оно (1937) обучил макропода при появлении белого треугольника проходить через одно определенное отверстие из восьми.

Поскольку, как мы уже упоминали, у рыб очень ограничены возможности «манипулирования», особого внимания заслуживает смелый опыт Харалсона и Битермана (1950), которые обучали *Tilapia macrocephala* в «водном ящике» Скиннера, где рыбы должны были нажимать на рычаг, чтобы получить червяка. Выработанная реакция сохранялась месяцами, но без подкрепления очень быстро угасала. Это, несомненно, связано с тем, что инструментальные реакции совершенно несвойственны рыбам (в период угасания реакции они иногда внезапно проявляли агрессивность по отношению к рычагу, быстро подплывали к нему, кусали и пытались оторвать). Если же для получения корма им нужно было просто пересекать пучок света без необходимости на что-нибудь нажимать, то такой навык угасал гораздо медленнее. Некоторых рыб можно научить обходить преграду, даже стеклянную (которую они не видят). Этот факт тем более интересен, что у головоногих моллюсков такая реакция не вырабатывается. Рассел (1931) показал, что колюшки, случайно обнаружив пищу в бутылке, очень быстро обучаются заплывать в бутыль и выплывать из нее. Бутылка, поначалу совершенно для них безразличная, постепенно начинает интересовать их все больше и больше. Как показывает кривая обучения, число ошибок уменьшается так быстро, что в этом случае можно, пожалуй, говорить об инсайте. По данным Бенюка (1938), бойцовая рыбка *Betta splendens* способна преодолевать преграду, проплывая через проделанное в ней отверстие. Сначала она находит его случайно после тщательного, но беспорядочного обследования преграды. Если, проплыв через отверстие, рыба видит приманку, то направляется прямо к ней, а если не видит, то снова начинает наугад обследовать все подряд, пока не наткнется на пищу. Уже после первой удачной попытки рыба обычно полностью осваивается с задачей и ей больше не нужно видеть приманку. Если возможно несколько способов достижения цели, то предпочтение оказывается наиболее известному, даже если на это затрачивается больше времени. Особенно интересно следующее наблюдение Бенюка. Постепенно поднимая преграду с отверстием, хорошо обученную рыбу можно заставить выпрыгивать из воды, чтобы эту преграду преодолеть, хотя при этом рыбе приходится изменять координацию движений. То же самое Фос (1939) наблюдал у цихлидовых рыб. В его опытах преградой служила пластинка, не доходившая на два сантиметра до поверхности воды. Подопытные рыбы были достаточно крупны, и, для того чтобы пройти над преградой, им приходилось совершать непривычные движения, например ложиться на бок. Тем не менее отдельные особи некоторых видов справлялись и с этой задачей.

Наконец, Шиллер (1949) обучил *Gambusia affinis* и *Notropis nocomis* поиску обходных путей в устройстве, в котором можно было менять местоположение приманки и переставлять прозрачные и матовые перегородки. Выработать такую реакцию удается только в том случае, если гамбузия не видит приманки. Как только она обнаружит приманку через прозрачную перегородку, она перестает искать обходные пути и пытается проникнуть через стекло. Поиски возобновляются только через некоторое время. Когда перегородки переносят в аквариум гораздо большего размера, ранее выработанная реакция нарушается. Если перегородки возвращают в маленький аквариум, она тотчас же восстанавливается; у млекопитающих подобные опыты дают совершенно иные результаты.

Добавим, что при решении задач в лабиринте рыбы справляются с ними *с задержкой* всего лишь 3...5 с. Но здесь опять-таки возникает вопрос: а не может ли быть так, что обстановка лабиринта или поиск обходного пути просто не «интересуют» рыб? Возможно, задержка могла бы быть гораздо длительнее в условиях, более близких к естественным?

Ритмы активности. Некоторые чисто технические трудности не позволяют исследовать ритмы активности рыб. Однако известно, что по крайней мере в некоторых случаях существует, по-видимому, 24-часовой ритм. Научить рыбу кормиться в определенное время очень трудно вопреки распространенному мнению. Свет, видимо, оказывает большое влияние на ритмическую активность, которая, вероятно, имеет не врожденный, а приобретенный характер.

Роль отдельных частей мозга в обучении. Золотые рыбки после удаления переднего мозга становятся совершенно неактивными, а у стайных рыб после этой операции нарушается стайное поведение. Сеггар в пятидесятых годах установил, что повреждение фронтальной части переднего мозга колюшки вызывает необратимые нарушения поведения, тогда как повреждения латеральных отделов могут иногда компенсироваться, несомненно, за счет регенерации нервной ткани. Сандерс обнаружил в 1940 году, что зрительные покрышки у золотой рыбки связаны с теми формами обучения, которые требуют участия зрения и обоняния. В опытах Нольте (1932) на гольянах при разрушении значительной части мозжечка ранее образовавшиеся ассоциации не нарушались. По данным Цунини (1941), даже после полного удаления полушарий мозга отдельные особи еще способны решать простые задачи на обход преграды [1]. Передний мозг, очевидно, осуществляет контроль над механизмом агрессии и других реакций, которые организуются на более низких уровнях нервной системы.

[1] В опытах Цунини было показано, что после удаления мозговых полушарий выработанные реакции обхода нарушались и для восстановления требовалось больше проб, чем у интактных рыб.— *Прим. ред.*

АМФИБИИ

Амфибии (а в особенности все, что связано с их метаморфозом) прекрасно изучены физиологами.

В своих знаменитых работах Кохилл (1929) выделяет 5 последовательных фаз в развитии координации движений у зародыша амблистомы, которые отражают становление анатомических механизмов нервной цепочки. Две последние фазы — это S-реакция (животное может принимать S-образную форму на горизонтальной поверхности) и плавание, которое представляет собой в сущности повторение S-реакций с очень малыми интервалами. Кохилл показал также, что в развитии плавательных движений не играют роли ни опыт, ни тренировка. По его данным, движения при ходьбе также складываются из плавательных движений, причем конечность начинает передвигаться как одно целое еще до того, как ее передняя часть станет способна к самостоятельным движениям. В свою очередь рефлекторная активность передних лап появляется до того, как начнут шевелиться пальцы.

Кармайкл (1926) и другие исследователи убедительно доказали, что все это не приобретенные, а врожденные движения. Они выдерживали амблистом под хлорэтоновым наркозом до восьмого дня, когда эти рефлекторные реакции обычно уже появляются. Оказалось, что у молодых личинок полностью проявились все рефлексы, хотя, естественно, возможности для тренировки отсутствовали. Отметим, что у молодых *Rana pipiens* хлорэтоновый наркоз, напротив, нарушает координацию плавательных движений (Фромм, 1941). Следовательно, этим животным, для того чтобы научиться плавать, нужна также некоторая тренировка.

Роль внешних раздражителей. По представлениям некоторых авторов, например Вейса (1941), конечности земноводных в значительной мере автономны, так как перерезка всех чувствительных нервов не ведет к нарушению плавательных движений, по крайней мере у головастиков. Однако Грей и Лисман (1946), изучавшие координацию движений у амфибий, доказали, что она возможна только при сохранении хотя бы одного спинномозгового нерва. Если центральная нервная система *полностью* изолирована от внешней среды, то координация движений как на суше, так и в воде нарушается; однако если хотя бы какая-то небольшая группа мышц сохраняет связь с центральной нервной системой, то такая координация возможна. Вероятно, причина кроется в том, что при этом поддерживается достаточно высокий уровень возбуждения центральной нервной системы; пожалуй, более правдоподобно предположение фон Хольста: он считает, что в этом случае возможен выход импульсов из центральной нервной системы. Описанные выше результаты можно сопоставить с данными Лешли об определяющей роли именно *массы* удаленного вещества коры, а не его локализации (в опытах на крысах).

Половое поведение. Вероятно, ключевыми раздражителями для половых реакций обычно служат химические и механические раздражители. Бесхвостые амфибии могут узнавать друг друга с помощью слуха (по кваканью) и зрения, которым они пользуются в гораздо большей степени, чем другие амфибии. Самцы *Rana sylvatica* различают пол других особей на небольшом расстоянии. У этого вида зрение играет особенно большую роль, и, возможно, одним из средств для распознавания партнера служат надутые резонаторы. У четырехпалого тритона, у которого оплодотворение наружное, непосредственным раздражителем, приводящим к выделению спермы, служит, вероятно, вид цепочки яиц. Следует отметить, что такое участие зрения характерно отнюдь не для всех видов и вовсе не имеет решающего значения у тех видов, которые его используют. Жабы, например, часто путают пол партнеров, а иногда наносят ущерб рыбному хозяйству, так как душат карпов, с которыми они пытаются спариваться, держа их за жаберные крышки. Впрочем, может быть, мы сталкиваемся здесь с какой-то формой ненаправленной активности или со слишком сильной половой потребностью.

Совершенно особая и необъяснимая форма поведения амфибий — их способность возвращаться для икрометания «домой», т. е. в пруд, где они появились на свет. Все сложности, связанные с этим вопросом, явственно выступают на следующем примере. Если возвращающихся «домой» животных поместить в другой пруд, казалось бы, вполне для них подходящий, где живут другие особи того же вида, то они не останутся в нем, а пойдут искать свой родной пруд. Следовательно, предположение, что их привлекает кваканье соплеменников, отпадает само собой. Можно было бы предположить, что они узнают «вкус» воды, как лососи. Однако они возвращаются на привычное место, даже если пруд засыпан, а окрестности перепаханы. Механизм такого поведения до сих пор не известен.

Обучение. Легкость приручения земноводных в неволе свидетельствует об их способности к привыканию. Наиболее разнообразно и сложно поведение жаб, которые проявляют больше «любопытства» к внешним раздражителям.

Интересны данные Францискета (1961) о поведении децеребрированных лягушек, которых ему удавалось сохранять живыми до трех лет. Интактную лягушку можно заставить квакать, нажимая на межлопаточную область пальцем, а если прикоснуться к ней скальпелем, то она будет потирать лапой место прикосновения. Оказалось, что оба эти рефлекса сохраняются и у спинальных лягушек. У них наблюдается облегчение рефлекса «почесывания», причем его порог снижается при повторении. Если в течение 3 нед.

тренировать лягушек, притрагиваясь к ним пальцем около 10 000 раз, то кваканье раздается каждый раз без всяких признаков угасания. Если тронуть то же место скальпелем, то кваканье раздастся в 50% случаев. Подобное изменение рефлекса у децеребрированных лягушек свидетельствует, возможно, об остатках адаптации к внешним условиям, которая в данном случае осуществляется *без участия мозга*.

Жабы быстро перестают реагировать на многократно предъявляемые им несъедобные вещества. Напомним в этой связи о сложном поведении жаб по отношению к пчелам. По данным Лескюра, его определяют, по-видимому, такие факторы, как ловкость, с которой жаба, хватая пчелу, избегает укуса, ее чувствительность к пчелиному яду, индивидуальный опыт, возраст и т. д. Броуэр (1960) показал, что жабы охотно едят шмелей без жала, но избегают есть шмелей с жалом и похожих на них насекомых.

Образование условных рефлексов было описано у личинок амблистомы Муром и Вельчем (1940). Они сочетали пищу с движением руки над аквариумом, с мелькающим светом и с химическим раздражителем. Кроме того, им удалось затормозить реакцию на пищу (выбрасывание языка), отгораживая пищу стеклом. Длительность сохранения этих навыков варьирует от 24 ч до 8 нед. Баяндуров и Пегель (1932) вырабатывали у жаб условную реакцию прыжка на свисток или вспышку света, но реакции эти оказались очень непрочными; промежуток времени между свистком и легким ударом тока, провоцирующим прыжок, не должен превышать 3...4 с.

Есть довольно старые данные (1923—1927) о том, что земноводные способны проходить простые лабиринты, причем, по наблюдениям Франца (1927), жабы и в этом отношении превосходят лягушек. Причина в данном случае кроется в том, что, во-первых, задача эта в основном зрительная, а жабы гораздо чаще пользуются зрением, чем лягушки, а во-вторых, тем, что лягушки в отличие от жаб передвигаются в основном прыжками и потому хуже запоминают структуру лабиринта. Даже личинка амблистомы, по данным Мура и Вельча (1940), может после 500 попыток дойти до конца Т-образного лабиринта; на это способны и головастики жаб и квакши (Мунн, 1940). Напротив, тритоны и саламандры с такой задачей не справляются, видимо из-за своей общей инертности.

Вопрос о механизмах ориентации земноводных исследован мало. Следует упомянуть работу Печа (1932), доказавшего, что квакши способны различать форму, но только в том случае, если предмет *движется*; только при этом условии *Hyla*, а также *Rana* отличают крест от круга, звезду от треугольника, кривую линию от прямой, четырехугольник от треугольника и т. д. По данным Перрисса (1961), способность различать форму сохраняется после

перерезки зрительного нерва, в период его регенерации и после того, как регенерация (которая длится около 10 нед) закончится.

РЕПТИЛИИ

Смит и Дениэл (1946) указывают, что у рептилий, как и у земноводных, становление поведения целиком врожденное, не требующее обучения. Уже через несколько часов после выхода из яйца молодые черепахи способны, например, выбираться из глубоких ям; они свободно ориентируются при помощи зрения и доходят по суше до берега океана, а затем плывут к более глубоким местам. По данным Нобля и Бреслау (1938), молодые черепахи находят океан благодаря тому, что они предпочитают двигаться к обширным ярко освещенным открытым пространствам. Такая способность ориентироваться в одиночку совершенно необходима молодым черепахам, так как у этих рептилий мать обычно не заботится о потомстве. Впрочем, это характерно не для всех рептилий. Некоторые черепахи, которые откладывают яйца в подземных норах, заботятся о них до самого момента вылупления и могут даже помогать молодняку выходить из яиц. Молодые аллигаторы иногда в течение многих месяцев остаются с матерью, которая и отводит их впервые к воде, прорывая для этого специальный тоннель (Форбс, 1940).

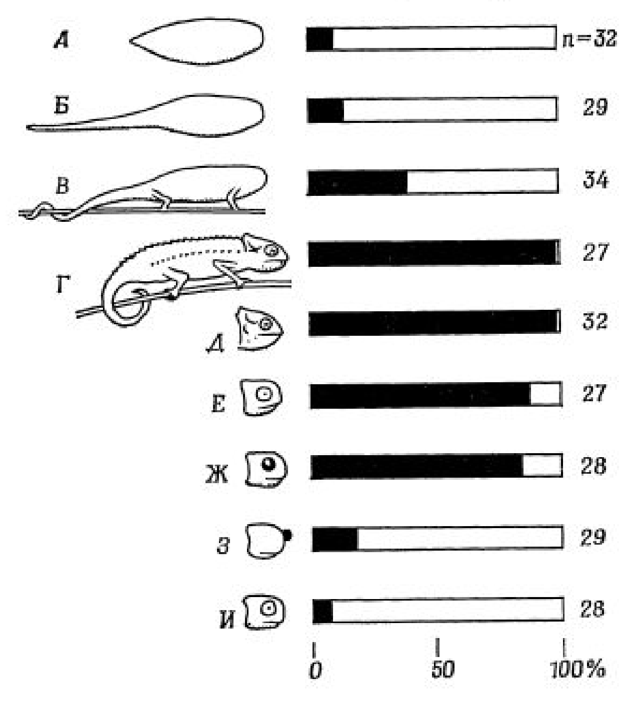
Рептилии очень легко приручаются, следовательно, они способны к привыканию; эта способность, однако, полностью отсутствует у некоторых змей, которые умирают в неволе, потому что перестают есть, как только попадают в клетку.

Поляков (1930) и Паршин (1929) показали, что у черепахи *Emys orbicularis* легко вырабатываются условные реакции даже после удаления основной части переднего мозга. Образование условного рефлекса становилось невозможным только после удаления переднего мозга вместе со средним. Опыты на всех этих низших позвоночных убедительно показывают, что некоторые условные реакции могут осуществляться и без участия полушарий, только за счет нижних уровней нервной системы.

Черепахи и ящерицы довольно легко проходят лабиринт. Йеркcу (1901) удалось научить черепаху *Chelopus guttatus* находить путь в двух довольно сложных лабиринтах с шестью тупиками каждый; подкреплением в этих опытах служил затемненный тупик, в который черепаха попадала, выйдя из лабиринта. Для решения задачи требовалось всего 20...25 попыток. Некоторые животные оказались способными изменять свою тактику и находить более короткие пути. Келлог и Помрой (1936) показали также, что водяные ужи *Natrix tesselata* успешно научаются проходить Т-образный лабиринт, но после каждой линьки все забывают,

так же, впрочем, как и аксолотли после метаморфоза (в отличие от того, что, по-видимому, наблюдается у некоторых насекомых).

Зеленые ящерицы (*Lacerta viridis*), по крайней мере по данным некоторых исследователей, способны преследовать добычу, даже если она исчезла из виду. При этом они руководствуются, вероятно, зрительными впечатлениями, а ориентируются, возможно,



Фиг. 80. Реакция «замирания» у хамелеона при появлении разных приманок (*А* — *И*).

Длина зачерненного участка соответствует доле реакций на появление приманки (в %), цифрами указано число предъявлений.

по солнцу, как птицы (Фишер и Бирюков, 1960). Восприятию формы и цвета у черепах посвящены многолетние исследования школы Войтусяка (1933—1951). Курода (1933) показал, что, запомнив фигуру, контур которой очерчен сплошной линией, черепахи могут узнать ее, если она изображена пунктиром или даже повернута на некоторый угол.

Возвращение «домой» и территория. Доказано, что у многих рептилий имеется собственная территория. Унесенная за 200 м игуана может возвращаться «домой», даже если ей приходится пробираться незнакомыми местами, в которых она обычно не

охотится и где ее не встречают. Правда, ей требуется на это до 18 дней, а с расстояния более 300 м она возвратиться не может.

Черепахи родов *Pseudemys*, *Chrysemys*, *Terrapene* обитают лишь в какой-то небольшой части озера или реки и возвращаются туда с большого расстояния (до 1500 м), причем каждое животное имеет свой собственный «дом». По данным Гоулда (1957), важную роль в отыскании обратного пути играет ориентация по солнцу, хотя кинестетические, тактильные и химические раздражители также имеют определенное значение.

Интересная особенность характерна для поведения змей. На протяжении многих лет в одно и то же постоянное место в одно и то же время сползаются змеи (обычно только взрослые) в таком огромном количестве, что, несомненно, многим из них приходится добираться туда издалека. С помощью мечения гремучих змей в штате Колорадо было показано, что в такое постоянное место в течение многих лет собираются одни и те же животные. Не очень ясно, что они при этом делают; возможно, что это одно из проявлений эпидеиктической [1] активности (Штикель и Коуп, 1947). Морские черепахи из рода *Lepidochelys*, обитающие на западном побережье Америки, собираются для откладывания яиц на некоторых пляжах Мексики (Карл, 1963) в огромных количествах, причем им приходится преодолевать для этого многие сотни километров.

Нет, пожалуй, никаких доказательств того, что земноводные и рептилии, живущие в неволе, узнают своих хозяев. Эванс (1951) четко показал, что у игуан *Ctenosauria pectinata* существует *иерархия*. Все уступают место доминирующему животному не только на его территории, но также на соседних, когда он направляется на охоту в общие нейтральные зоны. Гринберг и Нобль (1944) показали, что ящерицы рода *Anolis* различают пол партнеров по морфологическим признакам.

Несомненно, что иерархия существует также у гигантских черепах Галапагосских островов, которые во время миграций следуют друг за другом, причем каждая занимает свое определенное место. Эванс и Каранта (1951) обнаружили у них зачатки групповой организации.

ПТИЦЫ

Поскольку кора головного мозга у птиц в отличие от млекопитающих совершенно неразвита, до недавнего времени считалось, что у них преобладают низшие, инстинктивные формы поведения. Однако такое предубеждение возникло в результате того,

[1] Эпидеиктическое поведение — особая форма общественного поведения, возникшая в результате естественного отбора, функция которой состоит в поддержании популяции в состоянии подвижного равновесия (гомеостаза).— *Прим. ред.*

что данным анатомии придается слишком большое значение и слишком мало внимания уделяется поведению. Впрочем, существует и совершенно противоположная тенденция: как считают теперь, птицы по сложности поведения уступают только некоторым млекопитающим.

ПРИВЫКАНИЕ К СОПЛЕМЕННИКАМ И К ХИЩНИКАМ

Роуз еще в 1905 году указывал, что голуби реагируют без заметного привыкания на «значимые» звуки, например на призывные крики других птиц, но очень быстро привыкают к резким звукам, таким, как пистолетный выстрел, если они не связаны для них с болевыми ощущениями. Этот факт хорошо известен из опыта фермеров, которые пытались защитить от птиц зерно, применяя для этого периодически взрывающиеся патроны, и с удивлением констатировали, что птицы очень быстро перестают обращать на них внимание.

«Окрикивание» хищника («mobbing»-реакция). Очень интересна совершенно особая реакция нападения мелких птиц, например вьюрков, на сов и филинов и даже на их чучела. Они собираются во множестве и с криками носятся вокруг хищника. Это очень забавное зрелище, потому что кажется, что сова вот-вот схватит одну из птиц, но вместо этого часто именно она обращается в бегство. В оценке привыкания птиц к присутствию совы у разных авторов имеются значительные расхождения. По некоторым данным, реакция нападения при виде хищника очень устойчива у *Melospiza*. В то же время у вьюрков, по наблюдениям Хайнда, привыкание наступает очень быстро. Результаты многочисленных исследований можно подытожить следующим образом:

а) реакция «окрикивания» — это сложная форма поведения, подверженная влиянию многих факторов;

б) привыкание к одному хищнику в значительной степени облегчает привыкание к другому;

в) птицы, подобно другим животным, умеют различать, собирается хищник напасть или нет. Так, Гамильтон в 1947 году писал об антилопах Южной Африки, которые спокойно пасутся около спящих львов, причем, для того чтобы антилопы обратились в бегство, льву вовсе не достаточно просто подняться. Здесь важны какие-то особенности в поведении льва, которые наблюдатель не может четко описать, но которые безошибочно указывают антилопам, что лев вышел на охоту. Рамсей (1950) воспитал сову с двумя воронами, которые к ней совершенно привыкли, но когда в клетку вносили чучело совы, они обнаруживали признаки беспокойства.

Мельзак (1961) изучал реакцию уток на появление над ними силуэтов сокола и гуся. Реакция тревоги исчезала после 2000 повторений, причем она исчезала не совсем: просто генерализованная эмоциональная реакция сменялась обычной ориентировочной.

В некоторых случаях привыкание может оказаться вредным для животного. Уильямсон (1948) наблюдал, как охотники за тупиками (*Fratercula*) на Фарерских островах из года в год ловят их сетями в местах гнездования, причем птицы не очень сопротивляются и места гнездования не меняются. Впрочем, как известно, привязанность к местам гнездования у птиц очень сильна.

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ И ОБУЧЕНИЕ

В своих опытах представители павловской школы уже довольно давно показали, что по выработке условных реакций голуби совершенно не отличаются от собак. Однако обонятельные раздражители не оказывают на голубей никакого действия, хотя обонятельные доли мозга у птиц развиты хорошо. По данным Попова, голубь может хорошо различать звуки и различные геометрические фигуры одинаковой площади. Условные рефлексы могут вырабатываться также при удалении коры и функционально эквивалентных областей corpus striatum, но сохраняются не так долго, как у нормальных птиц.

Если задача слишком сложна, то у голубей, как и у белых крыс, могут развиваться экспериментальные неврозы.

До сих пор остаются непревзойденными опыты, поставленные в пятидесятых годах Скиннером на голубях. Сначала он показал, что голубей легко научить клевать какой-то один из нескольких дисков, вознаграждая его за правильную реакцию пищей. Далее он помещал двух голубей в соседние клетки так, чтобы они могли видеть друг друга, и подкреплял пищей только одновременные удары клювом по одному определенному из трех дисков, расположенных в каждой клетке. Такая совместная реакция вырабатывалась у голубей довольно быстро. Тонкость зрительного различения у голубей такова, что Скиннеру удалось сконструировать его знаменитую «голубиную бомбу», приводимую в действие ударом клюва при совпадении прицела с определенной целью, видимой с самолета.

РОЛЬ ВРОЖДЕННЫХ И ПРИОБРЕТЕННЫХ ФАКТОРОВ В ОБУЧЕНИИ

Развитие поведения. Сейчас принято считать, что только что вылупившиеся птенцы уже обладают способностью клевать. Если цыпленок, наугад клюя пол, находит зерно, то он его глотает, и это служит существенным подкреплением врожденной реакции. Если же на полу нет зерен, то поисковая реакция очень быстро

ослабляется, и птицы впоследствии оказываются неспособными склевывать зерна. Их приходится кормить из рук кашицеобразным кормом, и может случиться, что они так и не смогут глотать ничего другого. Однако у многих птиц акт еды столь стереотипен, что обучение играет лишь очень незначительную роль.

У. Крэг подробно изучил, как молодые голуби учатся пить. Голуби при питье очень низко наклоняют голову и глотают воду; большинство других птиц ограничиваются тем, что набирают воду в клюв, а затем поднимают голову, так что вода стекает в глотку. Но вся беда в том, что молодые голуби могут глотать воду, если она уже попала им в рот, но совершенно не реагируют ни на вид, ни на шум льющейся воды. Нужно, чтобы они ее случайно попробовали (они любят клевать блестящие предметы), причем они начинают узнавать воду не ранее чем после четырех раз. До этого они очень быстро запоминают тарелку, в которую налита вода, или человека, который их поит, но могут пытаться пить и из пустой тарелки. Аналогичное поведение встречается и у других птиц. Некоторые узнают воду по ее блестящей отражающей поверхности и подвижности. В этом случае ртуть может служить сверхраздражителем (Рейнгольд и Гесс, 1957).

Развитие и созревание поведения. Их можно проследить на примере постройки гнезда. Несомненно, многие птицы имеют целый ряд врожденных «строительных» реакций, но по существу им приходится многому учиться. Молодые вороны *Corvus corax*, которые строят гнездо первый раз в жизни, не знают, какой материал для этого годится. Сначала они хватают совершенно неподходящие по форме и размеру палки, но быстро выучиваются подбирать такие, которые вполне пригодны для постройки. Галка *Coloeus monedula* вначале также пытается использовать для гнезда самые разнообразные предметы, но у нее быстро вырабатывается отрицательная условная реакция на все, что не годится для этой цели: слишком гладкие предметы, куски стекла и т. д.

По данным Хайнда и его сотрудников (1959), элементы «строительного» поведения можно наблюдать у канареек, никогда не имевших в своем распоряжении естественных материалов, таких, как трава, мох и т. д. В этом случае птицы выдергивают друг у друга перья, складывают их в угол и т. д. Увидев впервые в жизни траву, они хватают ее и таскают в пустую коробку, предоставленную в их распоряжение. Если же они одновременно получают траву и перья, то их выбор зависит от стадии, на которой находится постройка гнезда (независимо от того, строится ли оно ими самими или другими птицами). Гнездо само по себе является очень важным раздражителем. Когда его уносят, строительное поведение полностью нарушается, птицы могут производить разнообразные незавершенные действия, но не могут ни совсем прекратить строительство, ни вернуться к предыдущим стадиям. Влияние

гнезда простирается еще гораздо дальше. Хайнд и Уоррен отметили, что самка может откладывать яйца, не построив гнезда, но делает это *с опозданием, число яиц при этом оказывается меньше.* Таким образом, для полной стимуляции механизмов размножения необходимо предварительное сооружение гнезда.

По данным Лермана (1959), поведение голубей в период насиживания яиц в определенной мере находится под воздействием гормонов. Введение прогестерона вызывает появление отдельных движений, характерных для этой формы поведения. Вообще говоря, эти движения сами по себе являются врожденными, но их интеграция осуществляется с помощью обучения. При этом должна учитываться ориентация птицы по отношению к яйцу, материал гнезда, а может быть, и вид других голубей, строящих гнезда. Кроме того, создается впечатление, что выделение гипофизом тех или иных гормонов может быть избирательно вызвано раздражителями, по-разному возбуждающими нервную систему (см. главу о влиянии гормонов на поведение, стр. 208).

Не вдаваясь в подробности орнитологических исследований (иногда довольно путаных), авторы которых пытались разделить врожденное и приобретенное в поведении птиц, отметим только главную особенность: у птиц почти все органы начинают функционировать уже к концу насиживания, перед вылуплением. Движения, которые можно наблюдать у птенцов еще в скорлупе, довольно быстро становятся все более и более сложными, однако вполне очевидно, что дело здесь не в упражнении, а просто в «созревании» поведения.

ОПЫТ ПОЛЕТА

Известно, что можно надолго лишить животное возможности совершать какие-то действия и это не скажется на выполнении этих действий в дальнейшем. Об этом свидетельствуют, в частности, опыты Громана с птицами, не утратившими способности летать, несмотря на то что их крылья довольно долго находились в чехлах.

Но, как мы уже видели на примере пищевого рефлекса у цыплят, слишком долгое отсутствие нормальной тренировки может привести к сильному нарушению поведения. Несомненно, что не только для раздражителей, но и для реакций, выполняемых в ответ на них, существуют *периоды запечатления*, когда эти реакции формируются легче всего. По истечении такого периода животное уже неспособно в полной мере усвоить нормальное поведение. Это можно доказать, если продолжить опыты Громана: оказалось, что, когда крылья держат в чехле дольше, птицы впоследствии летают очень неуклюже, а «взрослые» навыки приобретают гораздо позже или даже совсем не приобретают. Эти данные

согласуются с наблюдениями натуралистов над птенцами, которые только начинают летать; они еще очень плохо приземляются и не умеют маневрировать в воздухе.

П. Скотт лишал птиц возможности летать в течение 5 лет. Оказалось, что они, подобно птенцам, не умеют приземляться и взлетать при ветре, а их маневренность в воздухе очень невелика.

Соотношение врожденного и приобретенного в формировании поведенческих реакций удачно описал У. Крэгг в 1914 году: «Когда самец голубя впервые совершает какой-то инстинктивный акт, в его действиях обычно выражается как бы удивление, нерешительность и даже страх. В первый раз он действует рефлекторно и механически, тогда как в результате упражнения тот же акт выполняется легко, ловко и даже с учетом изменившейся обстановки».

ПРОБЛЕМНЫЕ ЯЩИКИ И ЛАБИРИНТЫ

Впервые проблемный ящик был использован Портером (1904), который обучал воробьев выходить из клетки, дергая за шнурок в одном из ее углов. Сначала это им удавалось чисто случайно, но после того как они узнавали, для чего он служит, обучение происходило очень быстро. Разные птицы действовали по-разному: некоторые хватали шнурок клювом, другие лапами и т. д. В этом аппарате четко проявляются также видовые различия в поведении птиц; особенно выделяются воробьи своей настойчивостью и способностью «концентрировать внимание».

Зигель (1953) изучал поведение голубей с помощью модифицированного аппарата для прыжков (Лешли). Он установил, что для обучения голубей, не имевших опыта различения формы, требуется гораздо больше времени, чем для обучения голубей, уже видевших ранее различные фигуры. У нормальных птиц способность отличать круг от треугольника, выработанная при монокулярном обучении, сохраняется и при пользовании «необученным» глазом, однако у птиц, воспитанных в бедной раздражителями, однообразной среде, такой перенос невозможен или возможен лишь спустя довольно долгое время. По данным Хедли (1909), цыпленок может научиться нажимать на рычаг, чтобы открыть кормушку, однако, как правило, такой навык птицам привить не удается. Брукингу в 1941 году удалось обучить синиц выполнению отсроченных реакций разного рода, однако до сих пор никто не подтвердил его результатов.

Есть много работ по исследованию *поведения голубей в лабиринте*. Так, Дибшлаг (1940) показал, что с задачами, основанными на зрительной ориентации, они справляются иногда даже лучше, чем крысы. Однако по многим показателям голуби стоят ниже крыс в силу особенностей своей психики. Их реакция очень быстро автоматизируется. Самые небольшие изменения в обстановке опыта дезориентируют их, и им требуется вдвое больше времени, чем крысам, чтобы справиться с небольшим видоизменением задачи, которая уже была однажды решена. В более старых работах изучалось поведение в лабиринте и других видов (например, зарянок и синиц), но эти данные не дают ничего существенного для понимания поведения птиц.

ОБУЧЕНИЕ В ПРОЦЕССЕ ИГРЫ

Игра, несколько видов которой мы рассмотрели на примере млекопитающих, представляет собой мало понятный нам, но, несомненно, важный вид активности; во время игры животное тренирует мускулатуру и учится управлять своим телом. Долгое время думали, что птенцы в отличие от детенышей млекопитающих не играют. Однако впоследствии многие авторы, в частности Моро́ (1944), описали многочисленные примеры игр у разных видов птиц. По наблюдениям Тинбергена, молодые соколы часами могут играть с сосновой шишкой, корнями, злаками, пока не настанет время охотиться всерьез. Они играют и в воздухе, преследуя друг друга на полной скорости, но не нанося «побежденному» смертельного удара клювом. Нередко играют даже взрослые птицы, например во́роны и попугаи. Некоторые игры состоят в перетаскивании палок, в других одна птица убегает, а остальные ее преследуют; игры с перетаскиванием палок очень четко отличаются от «активности вхолостую», когда птицы также манипулируют палками, но совсем в другой ситуации.

ПАМЯТЬ

В *естественной обстановке* птицы проявляют замечательную память. Например, во́роны не меньше 5 ч помнят о пище, спрятанной ими самими или у них на глазах. К тому же они не любят показывать, куда они ее прячут, а иногда даже затем переносят ее в другое место. Некоторые виды птиц помнят о спрятанном гораздо дольше.

Согласно гипотезе ориентации птиц по солнцу при возвращении «домой», выдвинутой Мэтьюсом в 1953 году, у них должны существовать биологические часы, действующие с точностью 0,5%. Такая точность отнюдь не является невозможной, поскольку люди в изолированном от внешних раздражителей помещении могут отсчитывать время с точностью до 1%. Штейн (1951) обучал воробьев совершать какое-то действие через определенные промежутки времени (4, 5, 8, 10 и 20 мин), причем реакции эти сохранялись без подкрепления в течение 2...3 дней. Однако пока не уда-

лось добиться того, чтобы птицы реагировали с интервалами менее 4 мин или же с интервалом в 24 ч и кратными ему.

Память у птиц, как и у других животных, зависит прежде всего от того, к какому виду они относятся, а также от характера запоминаемого события. Энгельман (1951) установил, что у цыплят память на разные раздражители ухудшается в следующем порядке: пища — местоположение — другие члены группы — простые зрительные раздражители. В естественных условиях, когда бывает трудно произвести точные измерения, прочнее всего запоминается, по-видимому, территория (не менее чем на 9 мес). Удивительна точность запоминания отдельных мест в пределах своей территории, особенно зимой. Так, кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) осенью делает в земле массу кладовых, а потом находит их зимой даже под полуметровым слоем снега. Свенберг в январе, феврале и марте видел кедровок, достающих из-под снега орехи, причем 80—85% покопок из 351 были успешными. Сойки тоже могут находить спрятанные ими желуди спустя много месяцев.

Шьельдерупп-Эббе (1923) утверждает, что куры могут узнавать свои курятники спустя несколько лет. Дибшлаг в 1940 году показал, что голуби узнавали хозяина по прошествии многих месяцев. Очень важной с точки зрения теории эволюции является проблема длительности сохранения неприятного воспоминания о несъедобном насекомом. Мастлер в 1937 году описал пример того, как память об одном-единственном таком случае сохранялась в течение 14 мес.

В *лабораторных экспериментах* запоминание обычно оказывается менее прочным. Чемпионом в этом смысле можно считать одного голубя Скиннера; этот голубь в течение 4 лет помнил зрительный раздражитель, который был использован только однажды. Прочность запоминания структуры лабиринта у разных птиц различна — от 6 недель до нескольких месяцев. Интересно отметить, что, хотя птицы подолгу (месяцами) помнят о пище, спрятанной ими самими или другими птицами, про пищу, спрятанную на их глазах экспериментатором, они забывают уже через несколько минут или максимум через несколько дней. Это касается даже воронов, которые в естественных условиях все время устраивают кладовые и никогда про них не забывают.

ВОЗВРАЩЕНИЕ «ДОМОЙ»

Одна из наиболее примечательных особенностей поведения птиц — их «чувство дома», т. е. способность находить обратную дорогу к гнезду, преодолевая при этом огромные расстояния (странствующие голуби могли преодолевать тысячи километров даже над океаном). Это явление точно установлено благодаря чрезвычайно кропотливым наблюдениям.

ДИКИЕ ПТИЦЫ: ИЗУЧЕНИЕ МИГРАЦИЙ С ПОМОЩЬЮ КОЛЬЦЕВАНИЯ

Харпер и Зуттер в 1957 году с помощью радара получили много важных данных о миграциях птиц. Птицы летают обычно ниже 1500 м, но могут подниматься и на высоту до 4000 м. В некоторых случаях они летают над туманом или облаками. Часто пересекают линию побережья, как бы не обращая на него внимания, но не всегда. Они активно стремятся выдерживать направление навстречу ветру или перпендикулярно ему, но при полете над морем это удается им хуже, чем при полете над землей, что доказывает важность наземных ориентиров. Иногда птицы могут терять направление или лететь наугад, например в тумане.

Для изучения *перемещения птиц* в незнакомой местности Пердек (1958) выпустил в Швейцарии 1000 скворцов, отловленных в Гааге. Впоследствии 354 из них снова были пойманы в тех же местах, где они были отловлены. Оказалось, что молодежь полетела в направлении обычных миграций — на юго-восток, тогда как большинство взрослых только сначала полетели в привычном направлении на юго-восток, а затем повернули к Голландии. Полагают, что у птиц способность двигаться во время перелетов в определенном направлении является врожденной, тогда как о «пункте назначения» они узнают в течение жизни от более старых и опытных птиц. Поэтому в опытах Пердека скворцы, совершавшие перелет без старых птиц (которые вернулись в Гаагу), залетели на юг Испании, тогда как обычно их путешествие бывает гораздо короче и оканчивается в Англии.

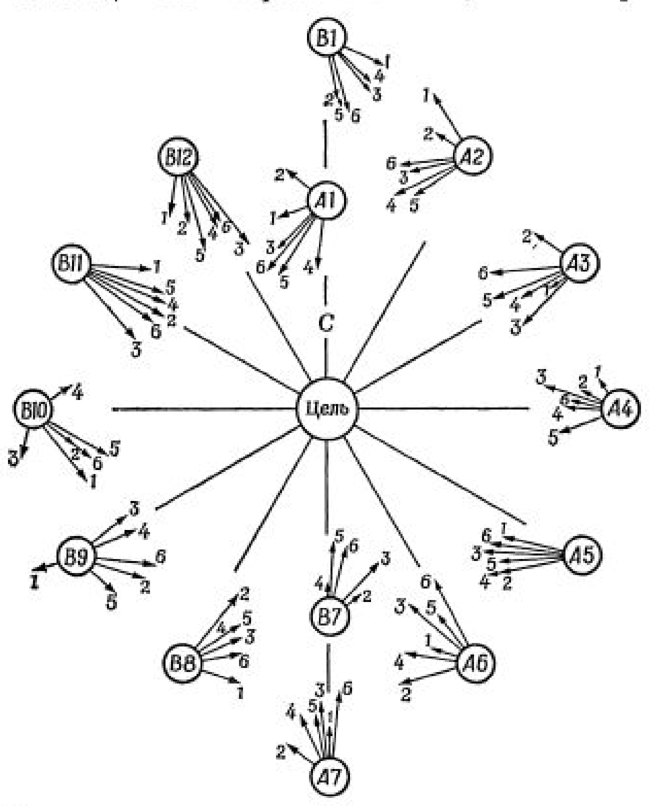
Исходная ориентация птиц изучалась несколькими авторами, которые описали странное явление — Мэтьюс назвал его «бессмысленной» ориентацией (nonsense orientation)[1]. Например, Гриффин и Голдсмит в 1955 году перевозили речных крачек (*Sterna hirundo*) из мест размножения в Новой Англии в глубь страны. Птицы летели на юго-запад, в каком бы направлении ни находился их дом. Если солнце не было скрыто тучами, то они в конце концов возвращались, но с большой задержкой. Белроуз (1959) отлавливал крякв (*Anas platyrhynchos*) во время их перелетов к штату Иллинойс и перевозил на расстояние от 8 до 53 км. Днем ли, ночью ли, летом или зимой птицы направлялись на северо-восток в ясную погоду и летели наугад в пасмурную. Мэтьюс (1961) перевозил неперелетных уток за 30...250 км от Слимбриджа и обнаружил, что, в каких бы направлениях они ни полетели вначале, в конце концов они поворачивали

[1] Мэтьюс имел в виду не отсутствие биологического значения такой ориентации, а то, что мы его не знаем.— *Прим. ред.*

на северо-восток. Причины этого довольно странного явления неизвестны. Во всяком случае, эти птицы не возвращались домой или возвращались лишь спустя очень долгое время.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ВЫБОР НАПРАВЛЕНИЯ

Прежде всего была изучена роль зрительных раздражителей в определении направления перелетов. Крамер (1949—1951) первым отметил, что перелетные птицы в вольерах тоже



Фиг. 81. Исходная ориентация голубей, выпущенных примерно в 10 км от голубятни (в центре).

Направление полета прослеживалось, пока голубь не исчезал из глаз наблюдателя. Длина стрелки пропорциональна точности ориентации.

пытаются лететь в определенном направлении, хотя в общем в таких условиях его очень трудно точно установить из-за того, что в этот период птицы в клетке находятся в состоянии сильного возбуждения[1]. Аагард и Вольфсон (1962) применили более совер-

[1] Так называемое «перелетное беспокойство».— *Прим. перев.*

шенную методику. В их опытах птицы содержались в восьми клетках, открывавшихся в круглую центральную камеру. Специальное автоматическое устройство учитывало всех птиц, вылетавших из той или другой клетки, что позволило более точно оценить *преимущественное* направление их передвижений. Зауэр наблюдал перелеты славок, происходившие в безлунные ночи, и предположил, что звезды могут служить ориентирами при перелетах. Его знаменитые опыты в планетарии показали, что славки направляются к югу, когда им показывают зимнее небо. Следует отметить, однако, что Шмидт-Кёниг подверг серьезной критике статистическую сторону этих экспериментов, а Уолрафф (1960) считает необязательным использование столь сложных астрономических ориентиров. Позднее и сам Зауэр (1957) отметил, что славки, увезенные в Южную Африку, продолжают лететь на юг, хотя находятся на 3500 км южнее своих обычных зимовок, а две черноголовые славки весной продолжали двигаться на северо-восток ФРГ, хотя находились в местах, где обычно живут летом.

Зауэр полагает, что внутренние часы птиц всегда синхронны с местным временем. Как же тогда птицы могут рассчитывать свою долготу без поправки на время в пункте отправления или на какое-то абсолютное время? Между тем Зауэр и другие авторы считают доказанным, что пасмурная погода очень мешает ночным перелетам, и рассматривают звезды как средство ориентации. Многие критики, в том числе Шмидт-Кёниг и Уолрафф, упрекают Зауэра в том, что он не полностью объяснил механизм ориентации по звездам, но он и не пытался это сделать.

Следует сказать, что целый ряд опытов заставляет все же *усомниться в участии зрительных раздражителей*. Прехтс и Гердс (1956) наблюдали, что чайки, увезенные за 220 км от гнезда и выпущенные в закрытом помещении, выбирают направление к гнезду. Впрочем, Шмидт-Кёниг раскритиковал статистическую сторону также и этих опытов. Фромм (1961), используя автоматическую регистрацию, показал, что славки и зарянки, находящиеся в клетке с непрозрачными стенками, правильно выбирали направление перелета. Когда клетку закрывали листами стали, птицы теряли правильное направление, но находили его снова, как только в этом ограждении открывали дверцу. Эти опыты свидетельствуют по крайней мере о том, что «перелетное беспокойство» продолжается, даже когда животные не видят звезд, тогда как Зауэр считал, что оно в этих условиях сильно уменьшается.

После Крамера многим исследователям, в частности Шмидту-Кёнигу (1958), удавалось обучить птиц (например, голубей) лететь в определенном направлении в определенный час. Когда работа внутренних часов у птиц нарушается в результате навязывания искусственного ритма, это влияет на определение азимута солнца, но не его высоты над горизонтом.

ВОЗВРАЩЕНИЕ ГОЛУБЕЙ ДОМОЙ

Пожалуй, голуби в этом отношении изучены больше и лучше других птиц, однако некоторые, в особенности недавние исследования, обнаружили значительную изменчивость их поведения.

Влияние местности. Голуби из разных областей ведут себя, по-видимому, не совсем одинаково. Неизвестно, играет ли здесь роль широта, топография и климат местности (Шмидт-Кёниг, 1963). Шансы на возвращение зависят, оказывается, и от того, в каком направлении нужно возвращаться. В каждой местности голуби отличаются определенными особенностями поведения.

Влияние расстояния. Вероятность возвращения голубей сильно зависит от расстояния. Можно было бы предположить, что птицы должны лучше знать ближайшую территорию, но, как это ни парадоксально, при возвращении с относительно небольшого расстояния (80 км) результаты оказываются гораздо хуже, как будто наземные ориентиры при этом только «дезориентируют» птиц; с увеличением расстояния результаты улучшаются.

Периодические и непериодические изменения поведения. Непериодическими изменениями Крамер, Шмидт-Кёниг и Уолрафф называют случайные колебания при выборе голубем направления в месте вылета. Кроме того, существуют *периодические изменения*: летом возвращение в голубятню происходит чаще, чем зимой. Оказалось, что в общих чертах число возвращений зависит от температуры.

Влияние мотивации. Попытки с помощью половых гормонов и кастрации воздействовать на чувство дома не дали пока никаких результатов (Шмидт-Кёниг, 1963).

Влияние породы и предшествующего опыта. Давно известно, что способность возвращаться домой с далеких расстояний различна у разных пород голубей [1]. Воздействие предыдущего опыта было доказано многими авторами (Уолрафф, 1959; Шмидт-Кёниг, 1963), но неизвестно точно, чему именно животные учатся.

Влияние погоды. Хотя в пасмурную погоду птицы летают медленнее, значительного ухудшения ориентации при этом не обнаружено — отклонения ничуть не больше, чем в ясную погоду (Крамер), а возвращение домой не исключено даже в густой туман.

Имеет ли реальное значение для возвращения в голубятню исходная ориентация? На этот чрезвычайно важный вопрос Шмидт-Кёниг, не колеблясь, отвечает отрицательно. Методика изучения этого вопроса кажется весьма несложной, и многие исследователи вслед за Крамером наблюдали, к каким точкам

[1] Наибольшими способностями в этом отношении обладают так называемые почтовые голуби — породы голубей, выведенные путем отбора по признаку «возвращения домой».— *Прим. ред.*

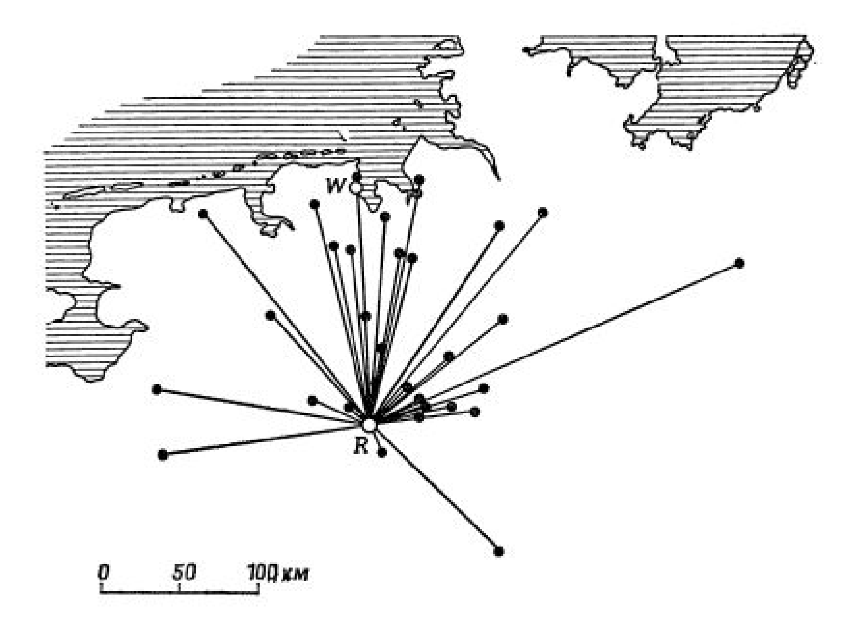
на земле или в воздухе направляются выпущенные в незнакомом месте голуби. Казалось, что они совершенно определенным образом устремляются в каком-то одном направлении. Однако Шмидт-Кёниг уже в 1961 году описал много случаев, когда птицы улетали в направлении, противоположном дому, а потом поворачивали на правильный путь. Так оно и должно быть, поскольку иначе слишком мало голубей возвращалось бы домой, настолько редкими оказались случаи, когда птицы сразу направлялись в нужную сторону! Итак, они должны выправлять свое направление в полете. Именно это Шмидт-Кёниг назвал «ориентацией в пути».

Мысль о согласованности двух направлений — исходного и направления полета — появилась после первых опытов Крамера и Сен-Поль (1952), в которых голубей, выпущенных в центре круга в закрытом помещении, считали вернувшимися, если их находили в конце концов на полуокружности, лежащей ближе к их «дому». Но, как мы уже упоминали, эти результаты нельзя считать достоверными, поскольку птицы находились в чрезвычайно возбужденном состоянии. Когда позднее эти авторы выпустили вместе голубей из двух разных голубятен, то оказалось, что голуби каждой группы направляются к той части окружности, которая расположена в направлении их голубятни (Крамер, 1959). При повторении опыта результаты оказались, однако, менее удачными. И наконец, Миттельштедт (1963) показал, что удачные случаи вообще очень редки. Как полагает Шмидт-Кёниг, исходная ориентация — это лишь один из многих элементов определения направления к дому и притом далеко не самый важный.

Возвращение ночью. Хичкок (1955) отметил, что на Гавайях любители голубей обычно выпускают их ночью. Сен-Поль, выпуская ночью непривычных к этому европейских голубей, показала, что они возвращались ночью так же хорошо, как и днем. Это убедительно доказывает, что голуби ориентируются не только по солнцу.

Влияние условий воспитания. По данным Крамера и его сотрудников (1959), голуби, выросшие на свободе, легко возвращались домой, тогда как голуби, содержавшиеся в специальной клетке, откуда видно только небо, ориентировались очень плохо или совсем не возвращались. Крамер полагает, что голуби ориентируются не только по солнцу, но используют для ориентации вообще все, что видят на 3° выше горизонта. Но даже если клетка устроена так, что голуби могут охватывать по азимуту 140°, то возвращение домой может не состояться, хотя причины этого совершенно неизвестны.

Обзор современных гипотез. Наиболее важной является гипотеза Мэтьюса об ориентации по солнцу. Он полагает, что голуби могут на основе наблюдения очень короткой дуги, описываемой солнцем, определять его положение в полдень. Но Крамер (1957) и Пен-



Фиг. 82. Доля успешных возвращений выращенных в Вильгельмсхафене (W) голубей, которые были выпущены в 150 км к югу от него в пункте R.
Вернулись прямым путем 14; вернулся непрямым путем 1; замечены, но не вернулись 31; потерялись 42; итого 88.



Фиг. 83. Неудачи при возвращении в Вильгельмсхафен (W) голубей, воспитанных за высоким забором, заслонявшим горизонт.
Выпущены в 150 км к югу.

ниуик (1960) справедливо отметили, что в этом случае точность действий голубей должна была бы быть поистине невероятной. Кроме того, не все экспериментальные данные Мэтьюса подтверждаются другими авторами, да и сам Мэтьюс не отстаивает больше свою теорию. Впоследствии Пенниуик упростил эту теорию, предположив, что птицы определяют только высоту солнца над горизонтом (для определения широты) и скорость изменения высоты небесных светил (для определения долготы). Однако и это требует от голубей чрезвычайно точных измерений. Быть может, придется вернуться к теории инерциальной навигации, которую используют в ракетной технике, а Барлоу в начале 60-х годов использовал применительно к поведению голубей. Эта теория постулирует существование гироскопа, который, вероятно, находится в вестибулярном аппарате среднего уха. Однако до сих пор эта теория не подтверждена экспериментально.

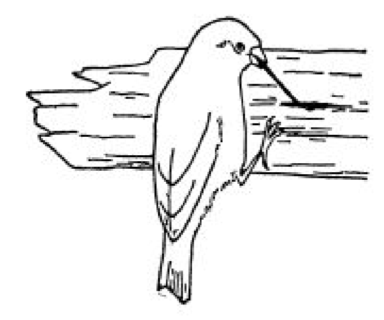
Во время своих долгих перелетов птицы, вероятно, используют для ориентации не только небесные светила, но и заметные неровности земной поверхности. У них, по-видимому, могут складываться также настоящие «традиции», которые передаются из поколения в поколение от старших к младшим, участвующим в перелетах вместе со взрослыми. Например, стаи многих перелетных птиц поворачивают над тем местом, где ранее был изгиб берега Зюйдер-Зе, хотя сейчас это место осушено и прежней береговой линии не существует.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРУДИЙ

Один из видов луней использует камни для разбивания яиц страуса, скорлупа которых так тверда, что не поддается ударам клюва. Птицы-портные *Orthotomus sutorius* и *Arachnothera longirostris* соединяют листья для своих гнезд нитями паутины. Знаменитые австралийские шалашники перед брачными танцами разрывают какой-нибудь корень, так чтобы получилось нечто вроде тампона, разминают синие ягоды, обмакивают в них тампон и красят себе в синий цвет грудку и стенки шалаша. У галапагосского дятлового вьюрка очень короткий клюв, но он отрывает от растений длинные колючки и с их помощью вытаскивает личинки насекомых из глубоких трещин в коре (фиг. 84). Мы не знаем, каково соотношение врожденных и приобретенных элементов в этом интересном типе поведения, так как пока не удалось проследить его становление начиная с самого вылупления птиц.

Гораздо лучше изучена обнаруженная у некоторых птиц способность вытаскивать приманку с помощью веревочки, к которой она привязана. Альтфогт (1953) изучил ее у синиц-лазоревок и показал, что в этом отношении имеется значительная индивидуальная изменчивость. По его данным, специфическая коорди-

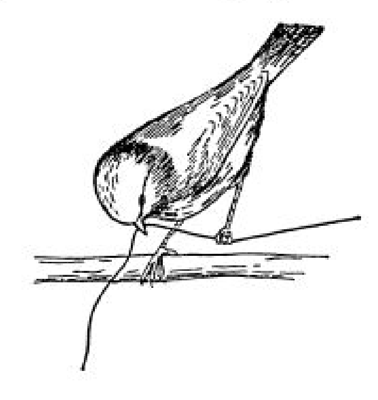
нация движений клюва и ног, лежащая в основе манипулирования жесткими или гнущимися предметами, возможна уже у 12-дневных птенцов. Для того чтобы научить птенца тянуть за нитку,



Фиг. 84. Галапагосский дятловый вьюрок палочкой выковыривает личинку насекомого из трещины в коре дерева.

достаточно просто подкрепить эту реакцию. Однако до сих пор неясно, какую пользу может принести птицам такая привычка (фиг. 85) в естественных условиях.

Как бы то ни было, чрезвычайно детальные наблюдения Торпа и Бинса показывают, что птицы иногда обучаются этим движениям методом проб и ошибок. Создается впечатление, будто они



Фиг. 85. Некоторые птицы, например сойки, могут легко научиться добывать пищу, вытягивая ее за нитку, к которой она привязана, тогда как другим это не удается (по Торпу, 1956).
Иногда научение происходит настолько быстро, что можно было бы отнести его за счет инсайта. В других случаях оно происходит довольно медленно.

знают, что надо пользоваться лапами, для того чтобы удержать бечевку, но не знают точно, как это сделать. В других случаях реакция выполняется с первого раза, по-видимому, за счет инсайта. У молодых птиц она вырабатывается лучше, чем у старых.

ОБХОД ПРЕГРАДЫ

Использование обходного пути, как мы уже видели, необоснованно рассматривалось у многих животных как доказательство инсайта. Следует указать в этой связи, что птицы иногда бывают

неспособны обойти самые простые преграды. Но, как пишет Хейнрот, причина этого не в их глупости, а в том, что основной способ их передвижения — полет, когда почти не возникает необходимости в поиске обходных путей. Поэтому с такой задачей птицы обычно не сталкиваются, хотя имело бы смысл поставить подобный эксперимент с роющими птицами, например с тупиками или морскими попугаями.

МОЗГ И ОБУЧЕНИЕ У ПТИЦ

Данных о связи тех или иных частей мозга птиц с обучением почти нет, и пока неизвестно, что́ необходимо для образования условных реакций. Циглер в 1960 году описал зоны переднего мозга, связанные со слухом и осязанием, но не установил их тонкой топографии. Альтфогт (1961) показал, что куры наиболее крупных пород обучаются и сохраняют навыки лучше, чем мелкие. Однако ворона, сойка и попугай меньше курицы, и тем не менее их высокие «умственные» способности очевидны.

ВОСПРИЯТИЕ ФОРМЫ

По данным Памфри (1948), восприятие формы у птиц высокоразвито, причем иллюзии зрительного восприятия очень похожи на человеческие. Ревеш (1924), например, обучал кур и цыплят клевать меньшую из двух фигур (кругов, треугольников, квадратов и прямоугольников). Наблюдая их реакции, он доказал, что у них возможен обман зрения по Ястрову, а Уорден и Баар (1929) обнаружили у голубей обман зрения по Мёллер-Лиеру [1].

Торп придает этим фактам определенное значение, поскольку они показывают, что у птиц имеется некоторое представление о перспективе, стремление дополнить незавершенную фигуру, когда незамкнутый круг воспринимается как замкнутый. Короче говоря, они свидетельствуют о том, что у птиц формируется представление целого, которое они могут дополнять при нехватке каких-либо его частей.

ВОСПРИЯТИЕ КОЛИЧЕСТВА (ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ВЕЛИЧИНЕ МНОЖЕСТВА)

Вершину психических способностей птиц представляет их способность «к счету», существование которой доказано работами О. Кёлера и его школы. Толчком для возникновения такого предположения послужило постоянство числа яиц в гнезде птиц

[1] См. книгу Я. Дембовского «Психология животных», вышедшую в русском переводе (ИЛ, М., 1959).— *Прим. ред.*

данного вида; даже когда яиц много (более 20), то и тогда, стоит забрать одно, как недостача тотчас же восполняется. Таким путем можно долго заставлять птиц нести яйца, задерживая высиживание. Дело здесь, конечно, не в настоящей способности к счету, как думали сначала некоторые экспериментаторы, а в восприятии отношения общей массы яиц к объему гнезда, который всегда постоянен. Опыты Ревеша и Садовниковой тоже не доказывали, что птицы умеют считать. Первый обучал цыплят клевать каждое второе зерно в ряду, причем сначала остальные зерна были приклеены к субстрату, а потом лежали свободно. Можно, однако, предположить, что в этом случае цыплята просто усваивали определенный ритм клевания или вырабатывали реакцию чередования, а не выучивались считать. Ревеш не соглашался с этими возражениями, так как его опыты были успешными даже в том случае, если расстояние между зернами увеличивали в два раза. Однако этот последний факт не был ни разу подтвержден.

В опытах Садовниковой птицы должны были в ряду запертых дверей отыскать одну незапертую, через которую они получали доступ к пище. Однако в ее методике было много погрешностей, которые могли послужить источником ошибок, подобных тем, что были допущены д'Эберфельдом в его опытах с лошадьми. Более того, оказалось, что системы запоров на запертых и незапертых дверцах были не совсем одинаковыми.

Вопрос этот был заново исследован Кёлером и его сотрудниками с соблюдением величайших предосторожностей. Птица, например, никогда не видела экспериментатора, следившего за ней с помощью кинокамеры. При постановке опытов Кёлер исходил из следующего постулата: он отметил, что человек никогда не научился бы считать (т. е. называть числа) без двух *доязыковых* способностей, которые есть и у птиц:

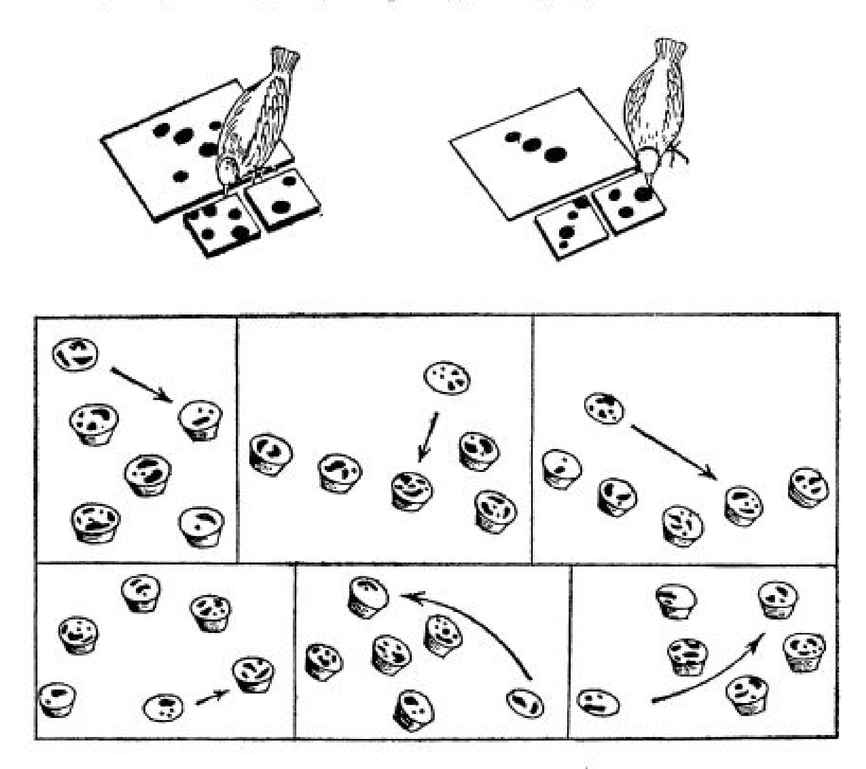
1) способность количественно сравнивать группы одновременно предъявляемых предметов;

2) способность оценивать количество следующих друг за другом раздражителей независимо от ритма их предъявления.

Для изучения первой из этих способностей Кёлер предъявлял вóрону или попугаю карту с определенным числом точек на ней и обучал его открывать коробку с тем же числом точек на крышке независимо от их цвета, формы и взаимного расположения, которые постоянно менялись (фиг. 86). Ставший знаменитостью ворон Якоб научился решать все задачи такого рода.

Вторая способность проявилась в опытах, в которых птиц обучали съедать определенное число зерен. Зерна в гораздо большем количестве были либо в беспорядке рассыпаны перед птицей, либо лежали в маленькой кормушке, так что птица видела в каждый момент только одно зерно; при этом *никаких признаков, которые помогли бы птице отличить первое зерно, которое нельзя*

клевать, от последнего, которое клевать можно, не было. В другом, более тонком опыте, определенное число коробок, содержащих по одному зерну, расставляли между пустыми коробками. Птица, открывавшая коробки одну за другой, должна была остановиться, когда находила, например, 5 зерен, независимо от того,



Фиг. 86. Опыты О. Кёлера по изучению способности птиц к счету.

Вверху — сойка поднимает крышку с тем же числом точек, что и на карточке (на втором плане). Внизу — задача, решенная вороном Якобом (стрелка указывает на ту единственную коробку, в которой лежит награда).

сколько коробок ей пришлось для этого открыть. Самое интересное, что птицы могут осваивать до *четырех* таких задач одновременно. Можно, например, научить сойку одновременно поднимать черные крышки, пока она не найдет два зерна, зеленые крышки, пока не найдет три, красные, пока не найдет четыре, и белые, пока не найдет пять зерен. Такое поведение можно объяснить только тем, что птицы действительно умеют считать. Удалось, например, наблюдать, как сойка, обученная поднимать крышки, пока не найдет пять зерен, взяла только четыре из них и, когда

экспериментатор уже приготовился записать: «Взяла только четыре, опыт неудачен», повела себя совершенно необычно — остановилась перед первой коробкой, которая была пуста, и сделала легкий поклон, затем два поклона перед второй и один перед третьей, после чего снова принялась поднимать крышки, пока не нашла пятое зерно. Потом сойка вернулась в свою клетку.

Кёлер полагает, что у птиц нет качественного, абстрактного понятия о числах в форме цифр или слов, но они могут один раз покачать головой для обозначения единицы, два — для обозначения двух, три — для трех и т. д., т. е. они учатся не считать, скажем, до шести, а «действовать до шести» (О. Кёлер, 1960).

Попугай, сорока, сойка, обученные поднимать, например, пять крышек, прежде чем они получат пищу, обнаружили в другом варианте опыта явное предпочтение коробок с пятью точками на крышке, т. е. они сопоставляли числа, с которыми сталкивались ранее, и выбирали уже знакомые. Однако настоящая абстракция требует, конечно, более полного обобщения; в описанных же опытах оно не распространялось на другие цифры помимо тех, с которыми пришлось столкнуться птице в данном опыте. Без специальной тренировки нельзя было получить такой же результат с другими числами.

Впрочем, попугай по имени Жако, описанный в 1959 году Лёглером, достиг гораздо большего. После довольно длительного обучения он смог отличить 8 от 7, тогда как ранее считали, что птицы не могут оперировать числами больше 7. Он сумел понять, что 4, 6 или 7 светящихся лампочек означают: выбирай 4, 6 или 7 зерен, беспорядочно разложенных в нескольких коробках. Если вспышки света заменяли следующими друг за другом звуками флейты, то для успешного решения задачи не требовалось дополнительного обучения, каков бы ни был ритм или высота звуков. Попугай мог даже комбинировать числа, предъявляемые одновременно или последовательно. Например, услышав две ноты флейты, он мог пойти открыть коробку, на крышке которой было две точки, и т. д. Такие решения уже близки к человеческим.

Обобщая сказанное, мы можем согласиться с Кёлером, который считает, что здесь речь идет о способностях, общих для человека и животных, и что можно найти сходные способности у человека в условиях, когда раздражители предъявляются слишком быстро, для того чтобы он мог по-настоящему считать. В этом случае *его способности не превышают способностей птиц*. Мы приходим к заключению, что *несформулированная мысль* (unbenanntes Denken), т. е. мысль, не выраженная словами, является особенностью, общей для человека и птиц. Огромное отличие человека от птиц состоит даже не в содержании мысли, а в способности *формулировать* ее словами.

ПЕНИЕ И ПОДРАЖАНИЕ У ПТИЦ

Здесь мы рассмотрим настоящее подражание, т. е. такое, когда копируется только какое-то новое, маловероятное действие, к выполнению которого у животных нет врожденного, инстинктивного стремления. Известны опыты, свидетельствующие о том, что птицы, как и обезьяны, могут обучаться, наблюдая за своими сородичами. Портер, например, описал в 1910 году американского ворона, который, уже умея открывать коробку одним способом, освоил еще один способ, научившись ему у другого ворона.

Клопфер (1959—1961) вырабатывал у зеленушек (*Chloris chloris*) реакцию различения, причем подкреплением служили обычные семена подсолнечника, а наказанием — горькие (после особой химической пропитки). Изолированные птицы и те, на глазах которых работали уже обученные особи их вида, обучались различению быстро. В присутствии же неискушенного партнера прогресс был гораздо более медленным и даже у хорошо обученной птицы могли появляться ошибки в различении.

Торп приводит еще один пример подражания у птиц. Он описал зяблика (*Fringilla coelebs*), воспитанного в изоляции с самого рождения. Зяблик, конечно, пел, но мог воспроизводить лишь несколько нот, которые весьма отдаленно напоминают песню птиц этого вида. Оказалось, что если он в это время слышал пение другой, также необученной птицы, то делал значительные успехи, хотя в его песне отсутствовали заключительные «фиоритуры» («росчерк»), которые, видимо, могут сформироваться только под влиянием взрослого партнера. Это неопровержимо свидетельствует о том, что птицы учатся пению друг у друга, но очень трудно сказать, чему именно они учатся и в чем состоит при этом подкрепление. Да и можно ли действительно говорить здесь о подражании? Ведь этот термин подразумевает действие намного более низкого уровня, чем то, которое совершается в данном случае. С другой стороны, почему тогда зяблик (в отличие, впрочем, от птиц других видов) подражает только песне своих сородичей? Несомненно, мы снова встречаемся здесь с примером «сенсорного обучения», как в случае с крысами, способными гораздо лучше различать те геометрические фигуры, изображения которых они видели на стенках своей клетки.

Подражание человеческому голосу. В 1939 году Оллард описал очень странный случай, когда скворец подражал барабанной дроби дятла, стуча клювом по гнезду. Существует множество сообщений о том, что попугаи подражают не только словам, но и жестам человека.

Бартон, например, описал в 1958 году, как попугай подражает звуку («плоп»), получающемуся, если засунуть палец между

сжатыми губами, а затем быстро его вынуть. После многих попыток он научился засовывать в клюв лапу и воспроизвел этот звук!

Наиболее удивительных результатов достигают в этом отношении попугаи, хотя подражать голосу человека могут и другие птицы. Лешли описал в 1913 году амазонского попугая, который знал 150 слов и мог иногда с первого же раза, без предварительных попыток, очень правильно произнести новое слово. Но, может быть, самой одаренной в этом отношении оказалась священная майна (*Gracula religiosa*). Торп пишет, что, по данным спектрографического анализа, фонетическая точность произношения гласных звуков у нее совершенно замечательна, хотя голосовой аппарат майны не имеет ничего общего с голосовым аппаратом позвоночных. Основной вопрос заключается в следующем: ограничивается ли здесь дело простым подражанием или птицы могут использовать эти голосовые сигналы в соответствии с обстоятельствами? Луканус (1925) описал попугая, который явно был способен на это и, например, говорил «до свидания» именно тогда, когда гости уходили. Оказалось, что он был способен переносить смысл слов из частной ситуации на более общую. Если это действительно так, то в данном случае мы имеем дело с зачатками настоящей речи. Маурер (1950) считает, что все говорящие птицы, воспитанные людьми в изоляции от представителей собственного вида, привязаны к своему хозяину и быстро обнаруживают, что их разговор помогает удерживать хозяина возле себя. В таком случае становится понятным тот хорошо известный факт, что попугаи много говорят в отсутствие хозяина и замолкают, когда он возвращается. Если такое объяснение верно, то поведение попугаев напоминает поведение детей, начинающих говорить.

Подражание звукам и песне птиц других видов. Многие птицы подражают самым разнообразным звукам и голосам птиц других видов. Это лишь один из случаев звукоподражания. Как известно, даже видовая песня птиц лишь отчасти является врожденной, а отчасти выучивается путем подражания родителям. Птицы могут довольно быстро заучить и песню другого вида; особенно легко они делают это в молодом возрасте в некоторый критический период. Это доставляет много хлопот канароводам, потому что канарейки, разводимые ради их пения, легко могут его испортить, подражая другим птицам или плохим певцам своего вида.

Как отмечает Торп, такие примеры подражания трудно расценить иначе, как игру, поскольку они, несомненно, являются инстинктивными и не связаны ни с одним из обычных побуждений. Звуки, заимствованные у других птиц, не включаются в обычную видовую песню, а составляют «подпесню» (по выражению английских орнитологов). Такая дополнительная песня играет лишь незначительную роль в общении птиц. Некоторые авторы считают, что подражание чужим песням характерно для птиц в неволе, а на свободе оно происходит гораздо реже [1].

Антифональное пение [2]. Хеншел описал его у снегиря и канарейки. Снегиря научили свистеть «Боже храни короля», а канарейка, слышавшая его много раз, запомнила мотив. Впоследствии часто слышали, как снегирь запевал первые ноты и останавливался всегда в одном и том же месте, а канарейка подхватывала и допевала до конца. То же самое наблюдал Уэйт у двух австралийских черноспинных ворон-свистунов (*Gymnorhina tibicen*), причем одна переняла песню другой. Антифональное пение характерно и для диких птиц, но неизвестно, какую роль при этом играет обучение.

ВРОЖДЕННОЕ И ПРИОБРЕТЕННОЕ В ПЕСНЕ ПТИЦ

Этот довольно неясный вопрос является предметом оживленной дискуссии. Правильнее было бы, вероятно, воздержаться от общих выводов, так как роль врожденных и приобретенных факторов в формировании песни у разных видов различна. Решение этого вопроса осложнялось еще и тем, что до сравнительно недавнего времени исследователям приходилось полагаться только на свой слух. Сейчас мы располагаем надежной техникой регистрации, в частности звуковым спектрографом, который позволяет объективно охарактеризовать каждый тип песни.

Торп описал формирование песни у зяблика. Она состоит из трех фраз: первая содержит от 4 до 14 нот, идущих crescendo, а затем decrescendo; вторая фраза обычно состоит из 2...8 нот, в среднем более низких, чем в первой фразе; третья, финальная фраза состоит из 1...5 нот с заключительными «фиоритурами», более или менее сложными. Зябликов можно полностью изолировать от родителей с сентября до следующей весны и проследить развитие их музыкальных способностей в этих условиях. Оказалось, что для формирования обычной песни зяблику необязательно видеть других особей своего вида, достаточно слышать их пение.

Пение сородичей привлекает зябликов гораздо больше, чем пение птиц других видов, даже сидящих в той же вольере. В этом отношении они заметно отличаются от других птиц, которые более усердно подражают чужим песням. Когда зяблику давали слушать запись искусственных шумов, песню зябликов или песни других птиц, то оказалось, что птицы ограничивались подражанием песне собственного вида или близкой ей по тональности.

---

[1] У многих видов птиц песня состоит из «переплетения» видоспецифичных звуков со звуками, которые они заимствовали из песни других видов.— *Прим. ред.*

[2] От греческого антифонос — песнопение, исполняемое поочередно двумя хорами или солистом и хором.— *Прим. перев.*

Если зябликов полностью изолировали с сентября по май, так что они не имели возможности слышать пение других птиц, то их песня оказывалась совсем необычной: 1-я и 2-я фразы, хотя и очень по-разному звучавшие у разных птиц, были все же довольно близки к норме, но финал (3-я фраза) совершенно не походил на нормальную фразу.

У птиц, выкормленных человеком *с самого появления на свет* и не имевших никакого контакта ни с родителями, ни с другими птицами, 1-я и 2-я фразы перепутаны, а 3-я всегда отсутствует. У таких птиц, содержащихся в полной изоляции, развивается врожденная песня, у всех одинаковая.

Отсюда можно заключить, что некоторые характеристики песни у зябликов *должны заучиваться* на ранней стадии развития, когда сами птенцы не способны еще издать ни одного звука. По-видимому, начиная с сентября они усваивают, что песня должна состоять из трех фраз и что они могут позволить себе украсить финал; сами же «фиоритуры» образуются только в результате соревнования между многими певцами. Врожденной является лишь самая общая основа песни — ее длительность, тенденция к усилению в начале и к ослаблению звука в конце, а также склонность кончать песню более высокой нотой. Таким образом, птицы узнают тип песни, а не ее высоту.

Однажды выученная песня в дальнейшем почти не изменяется; сонограммы показывают, что она воспроизводится затем с поразительной точностью. Но все-таки на втором году жизни песня становится немного короче, а ее высота слегка увеличивается.

ПТИЦА И ЧЕЛОВЕК

Лоренц убедительно показал, что птицы могут хорошо узнавать своего хозяина, отличая его по голосу и чертам лица, однако их легко сбить с толку небольшим маскарадом. Гудвин пишет, что у лесных голубей, всегда прекрасно узнававших его, вызвало явную панику его появление перед ними с красным галстуком на шее вместо обычной рубашки с расстегнутым воротом. Соек тоже пугает новая одежда, но они быстро успокаиваются при звуках знакомого голоса, хотя приближаются к человеку осторожно, разглядывая его с встревоженным видом. Однако фазан, который ухаживал за Хейнротом и нападал на его жену, продолжал узнавать мадам Хейнрот, даже когда она надевала платье своей сестры. А сапсан (*Falko peregrinus*) Пульсена (1944) узнавал его даже в маскарадном костюме.

Теперь мы перейдем к вопросу о *приручаемости* птиц, столь различной у разных видов. Некоторые виды совершенно неприручаемы, другие, например пингвины, известны своей общительностью, которая обусловлена у них, вероятно, отсутствием естественных врагов и очень редким появлением человека в тех краях, где они живут.

Страх перед человеком, характерный для большинства видов птиц, связан, как справедливо замечает Хартли, с тем, что очертания верхней части тела человека напоминают силуэт хищников, особенно ночных. Возникает впечатление, что родители «воспитывают» у птенцов этот страх, поскольку, по наблюдениям Кунемана, чайки, выведенные крачками, вопреки своему обыкновению не боятся человека, а птенцы черных уток (*Anas fulvigula rubripes*), обычно очень диких, совершенно не боятся человека, если они «воспитаны» курицей.

Несомненно, отношение птиц к человеку в известной степени определяется *общественным фактором*. В самом деле, известно, насколько смело ведут себя стаи воробьев вблизи ресторанов и как доверчивы птицы в парках, где посетители прогуливаются только по дорожкам, не заходя на лужайки, ставшие убежищем птиц. Самые дикие птицы опускаются иногда на озера в парках Лондона, живут среди прирученных птиц и очень быстро становятся гораздо менее робкими.

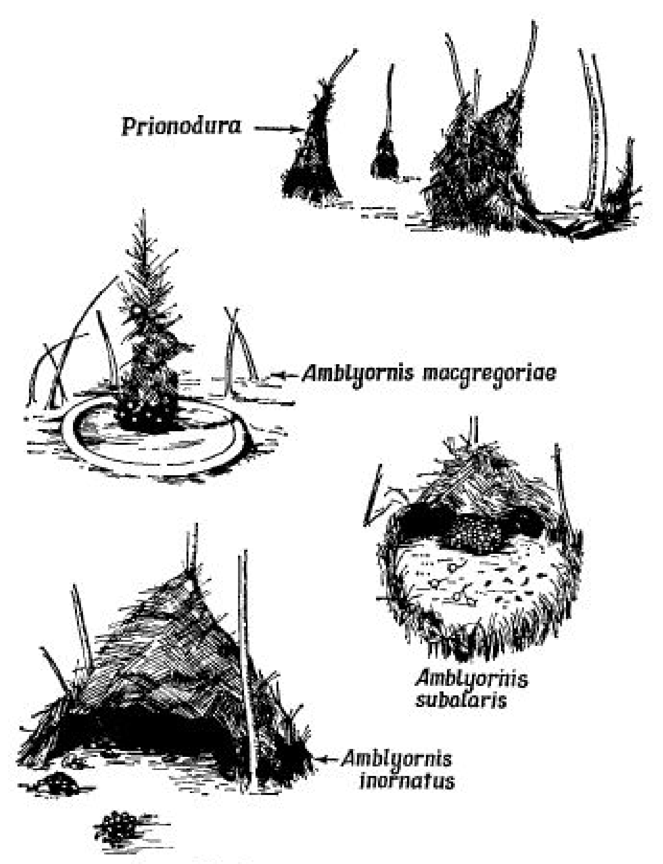
Реакция птиц на человека в значительной степени зависит от поведения вожака. Сойки, например, ведут себя совершенно спокойно, пока вожак не поднимет тревогу; на сигналы молодых птиц или птиц, занимающих подчиненное положение, они не обращают внимания. Напротив, в менее четко организованных стаях, например в стаях цапель, тревога распространяется очень быстро независимо от того, кто ее поднял.

И наконец, реакция может существенно меняться *в период размножения*. Гагу, насиживающую яйца, можно поднять с гнезда и снова посадить на него, между тем как вдали от гнезда это совершенно дикая птица. Пеночки, напротив, боятся человека и собак только в период гнездования.

СТРОИТЕЛИ ШАЛАШЕЙ

Очень интересны шалаши, которые строит атласный шалашник (*Ptilonorhynchus violaceus*). Один из входов в свой шалаш, который, кстати, не служит гнездом, а представляет собой место для токования и спаривания, и площадку перед ним он украшает множеством разноцветных блестящих предметов. Обычно постройка ориентирована с севера на юг, и если эту ориентацию изменить, то птица ее обязательно восстановит. Выследив шалаш другого самца, шалашник подкрадывается к нему и старается разрушить. Шалашник предпочитает украшения синего цвета. Доминирующие самцы, окрашенные в синий цвет, похищают эти украшения у подчиненных самцов, более молодых и окрашенных в зеленый цвет. Часто они используют цветки садового дельфиниума, причем

заменяют их по мере увядания. Как показали опыты австралийских исследователей, которые предъявляли птицам разноцветные пластинки, шалашники выбирают синий и лимонно-желтый цвета и стараются избавиться от красных предметов, иногда унося их довольно далеко. Если им показывают карточки разных оттенков



Фиг. 87. Сооружения шалашников.

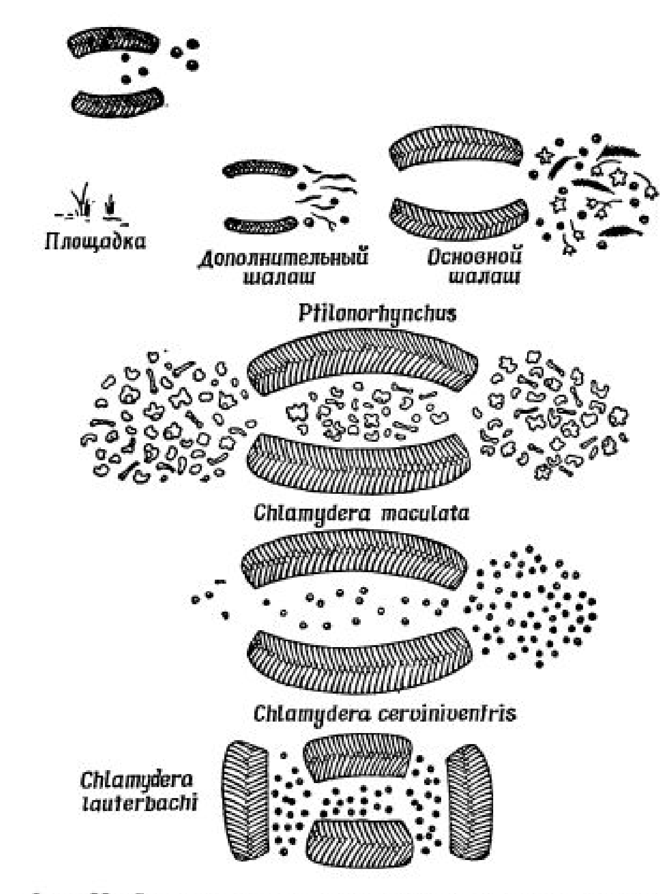
Можно видеть аллею, рядом с которой расположена площадка, предназначенная для церемонии ухаживания и танцев. Показаны также шалаши с центральным столбом; к шалашу примыкает площадка.

синего цвета, то они с «математической точностью» выбирают те из них, которые окрашены в наиболее насыщенные тона (Маршалл). Не меньше привлекают их некоторые коричневые предметы.

Именно эти цвета очень напоминают ярко-синий цвет радужной оболочки глаза самок и коричневые участки оперения, окружаю-

щего глаз. Добавим, впрочем, что самок интересуют не цветные украшения, а танцы и шумные выкрики самцов.

Раскрашивание шалашей. Эта способность развита не у всех особей одинаково. Самки и некоторые самцы не раскрашивают шалаши.



Фиг. 88. Сооружения шалашников в разрезе и в плане.

Вверху — постройка *Sericulus chrysocephalus.*

Многие птицы покрывают стены шалаша мякотью синих ягод разных растений. Другие используют куски древесного угля, который они перемешивают со слюной и превращают в кашицу. Тут-то и появляется столь интересная форма поведения, как пользование «кистью» — это скорее тампон из расщепленных древесных волокон, который птица держит в клюве. С его помощью

она наносит на стенку кашицу из древесного угля. Есть птицы, которые очень любят использовать шарики синьки для белья и беззастенчиво таскают их отовсюду, откуда только могут.

Оказалось, что если птенцов взять из гнезда и вырастить в условиях, когда они не могут видеть ничего синего, кроме оперения своих родителей, то впоследствии они будут строить шалаш без всяких синих украшений и нормально размножаться. Но если уже взрослым самцам в первый раз показать какой-нибудь синий предмет, то они хватают его с жадностью.

У *Chlamydera maculata* — птицы со сходным поведением — украшения (обычно это белые цветы и какие-нибудь бледно-зеленые предметы) часто бывают аккуратно рассортированы по группам.

Другие птицы строят настоящие «хижины» с центральным столбом, к которому иногда подвешивают при помощи паутины различные украшения. Садовый шалашник (*Amblyornis subalaris*) часто прислоняет центральную балку к какому-нибудь дереву, приклеивая ее к нему своеобразным составом, напоминающим резину. Сухие ветки кладутся на эту балку.

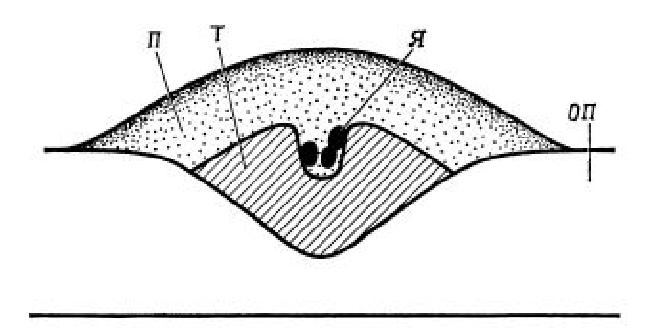
Пожалуй, садовый шалашник использует самые затейливые украшения. Балки его шалаша бывают обвиты волокнами иногда на высоту до 3 м. В эти волокна он вставляет дерновинки мха, лишайники и ягоды, а из цветов обычно белые орхидеи — эпифиты, которые могут даже продолжать здесь цвести. Птица очень следит за положением цветков, и если наблюдатель поместит их венчиком вниз, страшно возбуждается и переворачивает венчиком вверх. Очень интересно, что шалаши *Amblyornis subalaris*, достигающие иногда огромных размеров, строятся многими птицами; следовательно, здесь перед нами зачатки сообщества. Случается, что самцы ссорятся друг с другом, главным образом из-за того, что один убирает цветок, только что принесенный другим (Маршалл, 1956).

ПТИЦА-«ТЕРМОМЕТР»

Сорные куры широко распространены на юге Австралии. Они откладывают яйца только в инкубатор собственной сложной конструкции. Сначала самец выкапывает ямку, затем нагребает сюда кучу влажных растений, при гниении которых должно выделяться тепло, закрывает все это сверху землей или песком, которые поглощают солнечные лучи и, кроме того, не дают рассеиваться теплу, выделяемому при гниении. Он по многу раз засовывает внутрь клюв, весьма вероятно, для того чтобы проверить температуру. Если в инкубаторе слишком жарко, то он перекапывает песок перед восходом солнца, подбрасывая его кверху, чтобы охладить, а потом снова насыпает бугорок. Если, наоборот, температура недостаточно высока, то птица рассыпает песок с верхушки бугорка и оставляет его на солнце, не сгребая в кучу до тех

пор, пока он как следует не нагреется. Некоторые птицы используют тепло вулканов. На острове Саво (Соломоновы острова) есть две песчаные области, в которых бьют горячие источники. Сорные куры, очень многочисленные в этих местах, просто роют в земле маленькие ямки и откладывают туда яйца. На острове Ниофу их гнезда находили даже в горячем пепле в кратере вулкана.

Кучи, насыпаемые сорными курами (фиг.89), могут достигать столь больших размеров (более 10 м в диаметре и более 4 м в высоту), что австралийские исследователи долгое время упорно считали их погребениями аборигенов. Совершенно очевидно, что



Фиг. 89. Устройство гнезда сорных кур.
П — песок; *Т* — гниющая трава; *Я* — яйца; *ОП* — окружающая почва.

в таком большом количестве растительных остатков выделение тепла происходит не везде равномерно. Так, в самых глубоких и старых слоях гниение может прекратиться и температура здесь упадет, тогда как верхние, в которых гниение идет интенсивно, остаются горячими. Установлено, что как раз в самых глубоких и холодных слоях лежат те яйца, инкубация которых почти закончена, тогда как в самых горячих лежат недавно снесенные яйца. Во время засухи птица собирает траву не спеша, а во время дождя быстро и никогда не закроет инкубатор до тех пор, пока дождь (довольно редкий в этих местах) не увлажнит растения, создавая условия для гниения. Фрит отметил, что молодые птицы довольно плохо умеют регулировать температуру в инкубаторе и им требуются годы практики, чтобы в совершенстве постичь это искусство.

Оказалось, что птицы очень точно регулируют температуру (в той зоне гнезда, где помещаются яйца), которая поддерживается все время на постоянном уровне — около 33 °С. Фрит сам построил такое гнездо, чтобы уточнить значение различных деталей конструкции. При этом он пользовался помощью одной

из птиц, которая каждый день приходила взглянуть на гнездо и поправляла его по своему усмотрению.

Если искусственно изменить температуру гнезда, то это вызовет любопытные изменения в поведении птиц. Сначала Фрит нагревал гнездо весной, когда бывает еще довольно холодно и нагревание обеспечивается в основном за счет гниения. В этом случае птица чаще открывает гнездо, чтобы охладить его. Если же нагревать гнездо летом, когда основным источником тепла является солнце, птица не сумеет бороться с перегревом. Вместо того чтобы почаще приходить и открывать гнездо, что было бы логично в данной ситуации, она нагребает сверху песок. Осенью птицы обычно открывают гнездо днем, с тем чтобы использовать солнечное тепло. Однако при искусственном подогреве они его больше не открывают, как только удостоверятся, что внутри тепло. Следовательно, сорные куры до некоторой степени способны приспособить свое поведение к неожиданным изменениям обстановки. Добавим, что если температура резко отклоняется от нормальной, то птица снова и снова засовывает клюв в гнездо и обнаруживает несомненные признаки растерянности, словно «недоумевая», что следует делать. Случается, что одна птица разрушает то, что делает другая (Фрит, 1962).

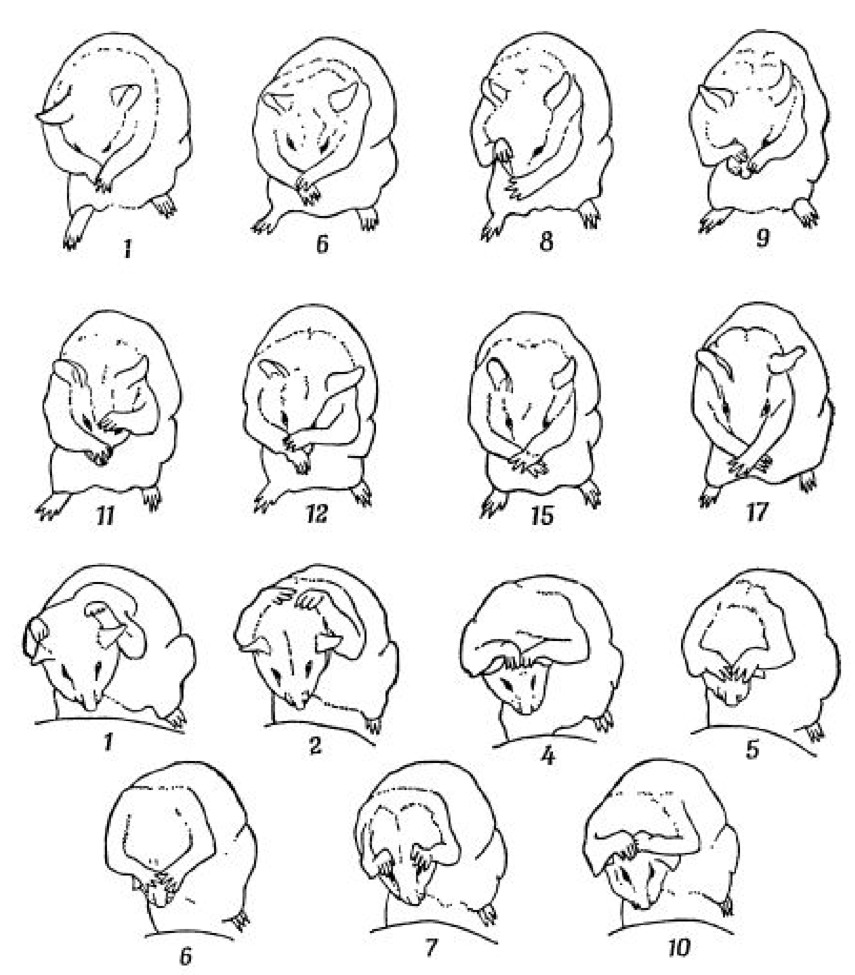
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Естественно, казалось бы, предположить, что млекопитающие изучены лучше всех остальных животных. Однако это справедливо только для белой крысы, сведения же о других животных, как правило, чрезвычайно разрозненны и неполны, а о поведении многих видов практически ничего не известно; отчасти такое положение объясняется тем, что для этолога млекопитающие представляют более сложный объект, чем другие позвоночные. В первой части книги мы довольно много говорили о млекопитающих, поэтому здесь мы ограничимся рассмотрением лишь некоторых черт врожденного поведения.

КРЫСА

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

В поисках пищи крысы руководствуются, очевидно, обонянием. Нойхаус обучал крыс есть пищу с запахом муравьиной кислоты. Оказалось, что крысы научились превосходно отличать запах муравьиной кислоты от валериановой. Но когда им предоставили сделать выбор между муравьиной и масляной кислотой, их привлекла именно последняя (масляная кислота всегда привлекает белых крыс в отличие от диких крыс, которых она, напро-



Фиг. 90. Стереотипные движения при умывании морды (*1—17*, вверху) и затылка (*1—10*, внизу) у африканской хомяковой крысы *Cricetomys gambianus* (кадры из кинофильма).

тив, отпугивает). По Эйрсу и Маултону, при выборе *направления* перемещения запахи играют у крыс второстепенную роль и обучение бывает успешным, только если обонятельные раздражители близки к запаху пищи.

Распределение пищи у крыс в значительной степени зависит от групповых отношений. Например, по наблюдениям Барнетта и Спенсера, в колонии первой к пище приближается всегда одна и та же крыса. Она относит кусочки пищи в гнездо, и только после этого остальные крысы выходят из него, чтобы поесть. Частицы

пищи, которые она при этом роняет, слизывают и съедают другие крысы. Старые крысы часто отбирают пищу у молодых. Как же следует относиться к историям о сотрудничестве между крысами, в частности при переноске яиц? Можно считать, что они в большинстве своем недостоверны, а в тех редких случаях, когда для подтверждения приводятся фотографии, видно, что крысы не сотрудничают, а катят каждая свое собственное яйцо. Опыты Барнетта и Спенсера показали, что крысы лишь в исключительных случаях могут научиться взаимодействовать, чтобы добыть или перенести пищу. Когда, например, им давали фунтовый кусок мяса, то обычно к нему подбегало несколько крыс сразу; однако тянули они, как правило, в противоположных направлениях (о взаимопомощи у муравьев см. стр. 473). Интересны в этом отношении опыты Маурера (1960). В одном из углов камеры, куда помещали сразу много крыс, находился рычаг, при нажатии на который в другом углу камеры появлялся шарик пищи. Оказалось, что на рычаг нажимали лишь немногие крысы, а иногда даже только какая-то одна; она нажимала на него раз за разом, обеспечивая пищей всех. Однако совершенно непонятно, почему лишь одна из крыс «работала», а другие вели «паразитический» образ жизни.

Избегание отравленных приманок. Крысы избегают отравленных приманок, несомненно, в силу своего рода «консерватизма»— боязни новых предметов. Так, если им предложить какую-то новую пищу, они не дотронутся до нее; если же предлагать ее крысам регулярно в течение многих дней, то они постепенно начинают есть, с каждым днем все больше и больше.

Есть четкие доказательства того, что дикие крысы не трогают отравленные продукты, как и любые незнакомые предметы, появившиеся в привычной обстановке. Однако в конце концов, по наблюдениям Шитти, они начинают брать маленькие кусочки на пробу. Если крысы выживают после отравления, то впредь уже не прикасаются ни к какой подозрительной пище, хоть чем-то похожей на ту, что вызвала отравление. Если, например, крысу отравили сладкой приманкой, то впредь она будет старательно избегать всего сладкого.

Так же они ведут себя и в том случае, если используются медленно действующие яды (например, дикумарин), действие которых сказывается спустя долгое время после еды. Убить всех крыс с помощью отравленных приманок никогда не удается.

Запасание. Крысы перетаскивают найденную пищу в гнездо, набивая рот и защечные мешки. Они могут стаскивать в гнездо и различные другие предметы, например камни, куски дерева и т. п. Запасание характерно для многих крыс, но, по наблюдениям Колхауна, чаще всего встречается у тех животных, которые подвергаются преследованиям со стороны сородичей.

Запасание пищи в количествах, намного превосходящих потребности, является, по-видимому, врожденной чертой поведения. Такое поведение свойственно даже крысам, воспитанным в полной изоляции, особенно если какое-то время они ощущали недостаток в пище. Характерно, что оно проявляется лишь в привычной обстановке; в незнакомой клетке крысы никогда не делают запасов (Фик и Миллер, 1944).

Сначала думали, что запасание определяется именно потребностями в пище или питье, так как если крыса голодна, то она запасает пищевые шарики, а если хочет пить, то собирает прежде всего влажные шарики ваты, которые можно высасывать. Вводя животным инсулин и определяя уровень сахара в крови, Стеллар (1943) показал, что связь между запасанием и потребностью в пище не так проста. На запасание у птиц никак не влияют отношения в группе. Накопление как таковое не является смыслом этой реакции, ведь крысы не сопротивляются, когда их запасы растаскивают. Создается впечатление, что целью в данном случае служит просто сам процесс перетаскивания пищи в гнездо (Миллер и Поустмен, 1946); важный фактор, влияющий на эту форму поведения,— состояние напряжения, возникающее в связи с недостатком пищи, имевшим место в какой-то критический период в молодом возрасте (Хант, 1941).

Не получено никаких доказательств того, что *реакция на хищников* (змей и кошек) является у крыс врожденной. В отличие от этого у некоторых других грызунов, например у *Neotoma*, боязнь змей оказалась врожденной.

Выбор пищи. Для крыс характерна чрезвычайная неразборчивость в еде — они поедают все подряд. Если выразить ценность пищи в калориях на единицу поверхности тела (по методу Харта), то можно убедиться в том, что количество съедаемой пищи возрастает на второй неделе после прекращения вскармливания молоком, затем уменьшается и стабилизируется на уровне 13 ккал/дм^2 в сутки.

Крысы могут регулировать количество «энергии», потребляемой с пищей. Так, когда Хауссман добавлял в воду спирт, то количество пищи, съедаемой крысами, уменьшалось пропорционально калорийности спирта. То же самое происходит, если подсластить воду сахаром (но не сахарином, который не имеет никакой питательной ценности). Адольф, наоборот, добавлял в пищу непитательные вещества и отмечал *увеличение* количества съедаемой пищи пропорционально добавляемому балласту. Если крысам с белковой недостаточностью предлагают на выбор богатую и бедную белком пищу, то, по наблюдениям Ашкенази Лелу, лишь отдельные животные выберут пищу, богатую белком. Однако не во всех случаях дело обстоит так. Например, Харрис, а впоследствии и другие исследователи заметили, что крысы при недоста-

точности тиамина (витамина B_1) выбирают пищу, в которой он содержится в большом количестве, даже если он смешан с другими пищевыми компонентами. Следует сказать, что влияние тиамина на сердцебиение крыс с гиповитаминозом B_1 становится заметным уже через четверть часа. Харрис считает, что выбор пищи, содержащей тиамин, связан именно с этим физиологическим явлением.

Такие же результаты были получены другими авторами для рибофлавина и пиридоксина (но не витаминов A или D — может быть потому, что их физиологическое действие проявляется не так быстро).

Эти данные близки к данным, полученным Рихтером, который изучал потребление различных солей крысами с соответствующими нарушениями солевого обмена. Особенно глубокие нарушения солевого обмена вызывает удаление надпочечников; при этом большое количество $NaCl$ выводится с мочой. Для того чтобы сохранить живыми крыс с удаленными надпочечниками, необходимы определенные изменения в рационе. Когда адреналэктомированным крысам предлагают чистую и подсоленную воду, они обычно выбирают подсоленную, что и позволяет им выжить. Однако, по данным Скотта, испытывающие недостаток в соли интактные крысы, которых содержат на рационе с недостатком соли, соленую воду не пьют. Рихтер сообщает, что крысы, в организме которых отмечается недостаток кальция как результат удаления паращитовидных желез, охотно пьют раствор ацетата кальция. Так же поступают другие животные и человек.

Предпочтение определенных видов пищи. У нормальных крыс тоже есть свои пристрастия. Например, колонии крыс, которые наблюдал Барнетт, непросеянную пшеничную муку предпочитали зерну, если только зерно не было пропитано водой. В то же время дикие крысы и альбиносы охотнее едят зерно, смешанное с растительным маслом, лишь бы вкус масла не был слишком сильным. Рыбий жир они едят лишь в очень небольшом количестве. Сладкая пища привлекает крыс независимо от того, добавлен в нее сахар или сахарин. Следовательно, предпочтение определяется в данном случае вкусом, а не питательностью пищи.

Некоторые пищевые реакции крыс, особенно диких, несомненно, являются врожденными. Белые крысы, например, едят пищу, к которой добавлена масляная кислота или анисовая эссенция, тогда как дикие крысы к такой пище не притрагиваются (Барнетт и Спенсер). Вопрос об изменении врожденных реакций под влиянием опыта исследовался неоднократно. Например, Барнетт кормил крыс с самого раннего возраста зерном, смоченным анисовой эссенцией, так что они не знали никакой другой твердой пищи. Тем не менее, когда им позднее предлагали другую пищу, например зерно, смоченное арахисовым маслом, они почти тотчас же

переходили на эту менее пахучую пищу. Однако для большей достоверности результатов следовало бы все же попробовать приучать крысят к запаху еще раньше, когда они питаются материнским молоком.

Отношение к пище может сильно меняться в присутствии других особей своего вида; так, крысы начинают больше есть, если видят, как едят другие. Однако Харлоу (1932) обнаружил, что белые крысы в группах по две и более едят меньше, чем по одиночке. По данным Сулерака, выбор пищи (как и ее количество) также может зависеть от присутствия других крыс. Если одновременно предлагать крысам стандартную твердую пищу и раствор глюкозы, то крысы в группе едят больше твердой пищи и пьют меньше жидкости, чем изолированные. В результате при групповом содержании крысы потребляют больше калорий. Если к двум крысам, живущим вместе, впустить третью, то это немедленно вызовет кратковременное увеличение потребления пищи.

Существует представление, что старые крысы приводят молодых к пище и могут даже предупреждать их о яде, но специальные наблюдения за искусственными и естественными колониями этого не подтверждают. Исключение представляет случай, когда самки приходят к пище вместе с крысятами, еще не переставшими сосать молоко.

ОБЩЕСТВЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Манн, основываясь на старых исследованиях, полагает, что между крысами не существует никакого «взаимопритяжения». Но Сулерак, использовавший *большие клетки*, в которых крысы могли бы жить в отдалении друг от друга, установил, что они спят все вместе; уединяются только самки с детенышами. Когда же в большую клетку помещают много коробок, все крысы поселяются только в какой-нибудь одной из них. Спят крысы, тесно прижавшись друг к другу, и вновь подошедшая крыса забирается в середину, как будто стремясь получить максимальное тактильное раздражение. С этой формой поведения связана, видимо, и другая, которая проявляется в период бодрствования и состоит в том, что крыса старается подлезть под другую, взобраться на нее сверху или потереться об нее носом. Таким тактильным раздражениям сопутствуют, конечно, обонятельные; Ле Магнен доказал, что самцы крыс отличают запах самки от запаха самца, а запах самки в эструсе от запаха других самок.

Если крысы постоянно пользуются каким-то одним путем, они оставляют на нем след (частично за счет мочи, частично за счет выделений гениталий); этот путь используется также и другими крысами, даже чужими.

Что касается многочисленных звуков, издаваемых крысами, то их значение неизвестно. Голодные и замерзшие крысы шумят больше, во всяком случае, так обстоит дело с молодняком, живущим в гнезде. Более важен, вероятно, своеобразный легкий писк, издаваемый самцами, а также самками при угрозе нападения со стороны других животных. Когда они действительно подвергаются нападению, писк становится гораздо сильнее. Он играет, видимо, роль сигнала тревоги, и другие крысы, услышав его, ищут укрытия.

Семейное поведение. Самец совершенно не обращает внимания на детенышей. Как только малыши родятся, мать вылизывает им промежность (по данным Рейньерса, это совершенно необходимо, в противном случае крысенок не может начать мочиться и испражняться). Крысята, появившиеся на свет с помощью кесарева сечения, могут сосать, но вскоре погибают из-за задержки в организме продуктов обмена; гибель таких крысят можно предотвратить легким раздражением промежности.

ПОВЕДЕНИЕ БОБРОВ ПРИ СТРОИТЕЛЬСТВЕ ПЛОТИНЫ

Одна из наиболее сложных форм поведения из всех, что наблюдаются у млекопитающих,— это строительство плотин бобрами. Описанию строительства плотин посвящена превосходная монография Ришара (1967).

В начальный период строительства поведение бобров в значительной мере инстинктивно, автоматично. В разных местах реки они беспорядочно сгребают ветки в небольшие кучи. Эти действия бобров очень напоминают поведение птиц перед началом размножения, когда они перетаскивают с места на место веточки, не делая из них никакого употребления . Но вслед за этим наступает более интересная для нас фаза в поведении бобров. Первый раздражитель, заставляющий бобра устраивать запруду,— это возвышение на дне ручья; сюда они начинают сносить ветки и ил, причем в этом уже проявляется одно из характерных свойств поведения бобров — способность приспосабливаться к обстоятельствам. В самом деле, если нет подходящих веток, то они используют для строительства камни и ил. Если они встречают заброшенную и развалившуюся мельничную плотину, то ограничиваются тем, что восстанавливают ее, используя, таким образом, плоды человеческого труда.

Однако бобры, как правило, находят поблизости достаточно веток и располагают их в определенном порядке, складывая крест-накрест; они укрепляют запруду, прислоняя опорные арки к камням, лежащим ниже по течению, или даже к деревьям, стоящим вдоль берега. Ришар изучал методы работы бобров, заставляя их

ремонтировать плотину. Он устраивал в ней большую брешь, а вынутый из нее строительный материал промывал, сортировал по длине и раскладывал в трех местах на берегу. Бобр начинал медленно, не торопясь, разбирать их. Прежде чем вытащить ветку, он поднимал ее за один конец, оценивая ее диаметр и длину (по большему или меньшему весу). Как выяснилось, на разных стадиях восстановления бобры используют ветки разного размера. Самые короткие, например, они оставляют к концу. Порядок выбора веток совершенно не меняется, если распределить их на несколько небольших куч и разложить вдоль берега.

Многие авторы, в том числе и сам Ришар, наблюдавшие за тем, как бобры на берегу разделывают стволы, убедились, что каждое бревно тем короче, чем больше его диаметр, так что вес всегда остается приблизительно постоянным. Поэтому, как отмечает Ришар, нельзя не согласиться с выводом, что бобры могут определять вес по длине и диаметру. Добавим, что для сбора веток бобры часто отходят от плотины очень далеко и пользуются длинными обходными путями, но это, по-видимому, не представляет для них никакой трудности.

Когда плотина бывала закончена и устанавливался постоянный уровень воды, Ришар спускал ее при помощи трубы. Оказалось, что если труба длинная и ее отверстие находится метрах в десяти от плотины, то бобр реагирует на нее хуже, чем на более короткую. Но и в том и в другом случае результат был один — бобр старался заткнуть верхнюю часть трубы, а не нижнюю (как сделала бы на его месте мускусная крыса). В одном из опытов Ришар загнул верхний конец так, что он немного не доходил до поверхности воды. Это заставило бобра построить из ила возвышение от дна до отверстия трубы, что потребовало ожесточенной работы в течение многих дней.

Можно возразить, что в данном случае речь идет об автоматической активности, вызываемой шумом воды, засасываемой в трубу. Ришару удалось заставить одного бобра трудиться целую ночь — бедняга исправлял совершенно целую плотину только потому, что слышал шум падающей воды, записанный на магнитофон. Однако в другом опыте Ришар доказал, что этот раздражитель только *вызывает* строительную активность, но *не направляет* ее. Уровень воды в запруде понижали с помощью отводного канала, прорытого перед плотиной; неподалеку от него протекал ручей, берущий начало в лугах и не влияющий на уровень воды в запруде. Хотя оба раздражителя были вполне сравнимы по силе, бобр сразу принялся засыпать канал, сосредоточив на нем все свои усилия, а в ручей бросил всего несколько веток, которые, конечно, не могли перекрыть его. Это ясно свидетельствует о том, что бобры способны воспринимать *связь* (я не решаюсь сказать — причинно-следственные отношения) между стоком

и снижением уровня воды; ведь ясно, что ручей не повлиял на активность.

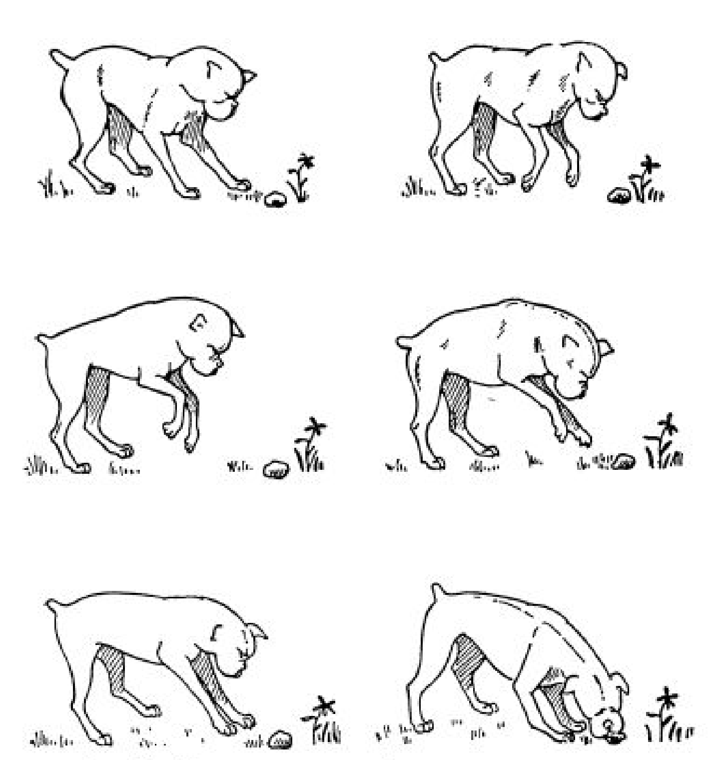
Если это действительно так, то психические способности бобров весьма значительны. Пытаясь выявить их другим способом, Ришар заставлял бобров решать задачи в аппарате Скиннера или задачи на поиск обходных путей (когда приманка становится доступной только после сложных эволюций). Чтобы получить кусок сухаря (наиболее лакомая приманка), бобр быстро научается нажимать на рычаг в аппарате Скиннера, оборудованном в реке. Ришар не проводил сравнительных исследований. Однако можно, по-видимому, считать, что скорость обучения у бобров, во всяком случае, не меньше, чем у антропоидов. Еще более интересны результаты опытов с решением задач на обход преграды. Если на платформу на верхушке столба поместить хлеб, то бобры очень часто подгрызают основание столба. Соседний столб с пустой платформой они не трогают. Этот опыт можно провести в другой форме. Приманку подвешивают на конце длинной веревки, прикрепленной к высокой перекладине. Под нее натаскивают груду веток, на которую бобры взбираются, чтобы достать приманку. Затем ветки разбрасывают, и теперь бобрам, для того чтобы добраться до приманки, нужно выполнить почти те же действия, что и шимпанзе, когда они взгромождают друг на друга ящики, пытаясь достать банан. Бобры справляются с этой задачей, и притом очень быстро.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ПОВЕДЕНИЯ ХИЩНЫХ

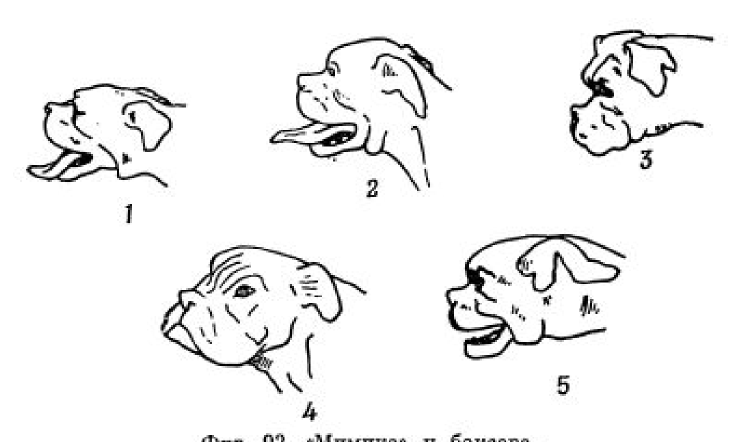
Многие формы поведения собак, например запасание и закапывание пищи и особенно охрана территории, границы которой метятся мочой, кажутся врожденными, однако этого нельзя утверждать с полной уверенностью. Наблюдения Тинбергена за полудикими эскимосскими собаками Гренландии показали, что они живут группами по 5...10 особей и охраняют общую территорию. Молодняк этих границ не знает и бродит повсюду в поисках пищи, получая подчас жестокие трепки. По наступлении половой зрелости они учатся отличать свою территорию от чужой и охранять ее. Для этого им требуется около недели.

Для всех хищных характерна особая реакция, появляющаяся у них при виде любого подвижного предмета небольших размеров,— она сильно напоминает прыжок, который делает кошка, охотясь за мышью. Животное приближается, высоко подняв голову, держа хвост горизонтально, делает прыжок и опускается на согнутые лапы (фиг. 91).

Выразительные движения («мимика») у собак (фиг. 92), видимо, не являются приобретенными, так как они присущи и их диким сородичам. Это отметил еще Дарвин в своей работе о выражении эмоций у животных и человека. Он сформулировал даже *принцип*

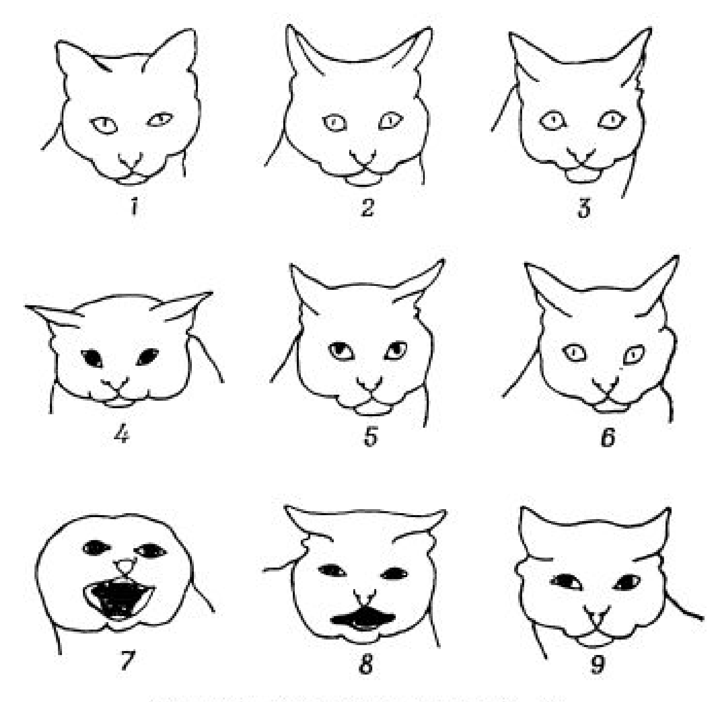


Фиг. 91. Прыжок молодого боксера во время игры. Характерен для всех собак и волков.



Фиг. 92. «Мимика» у боксера.
1 — спокойное выражение; 2 — внимание; 3 — напряженное внимание; 4 — возбуждение; 5 — готовность к бою

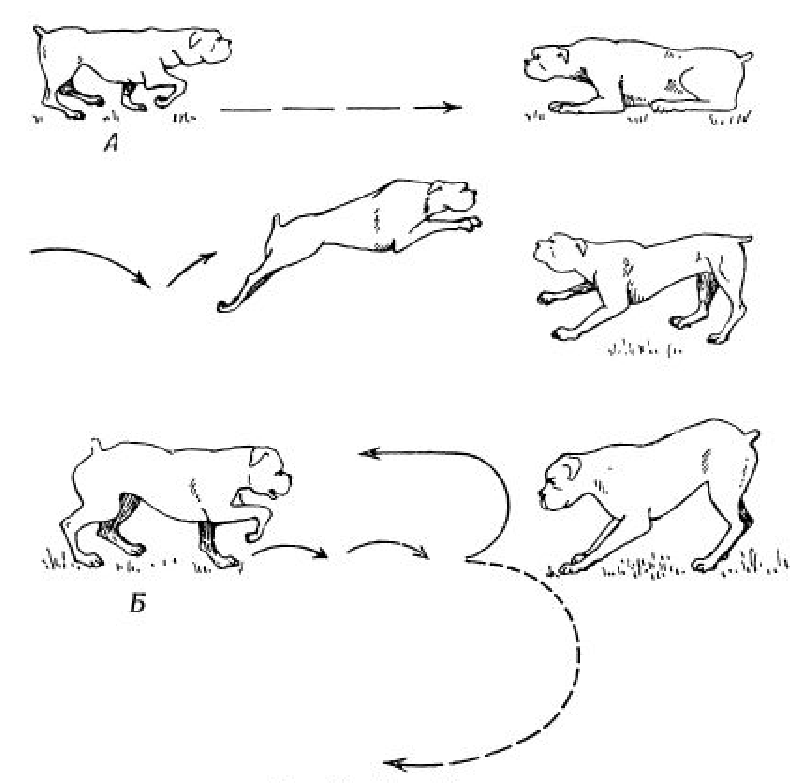
антитезы, который, пожалуй, не привлек к себе должного внимания. Дарвин полагал, что если какие-то жесты связаны с определенными ощущениями и эмоциями, то противоположные им жесты связаны с противоположными ощущениями и эмоциями. Этот принцип прекрасно приложим к собакам, у которых хвост, уши и шерсть на загривке действительно опускаются и поднимаются



Фиг. 93. «Мимика» у кошки (*1—9*).

в противоположных ситуациях. Хвост поднимается в позе доминирования и опускается или зажимается между задними ногами при страхе и в позе подчинения. По описанию Шенкеля (1948), совершенно те же реакции характерны и для волков.

Добавим, что ни у кошек, ни у собак нет врожденного страха перед животными других видов или агрессивного отношения к ним и что охотиться за мышами котят приучает мать. Родительский инстинкт у собак настолько силен, что не рожавшие самки «усыновляют» любой предмет, например кость, и нянчат ее как щенка («игра в куклы»). Молодые млекопитающие обнаруживают также постоянную потребность сосать что попало. У щенков, выкармливаемых из соски с маленькой дырочкой, сосание занимает 80 мин в день. Если отверстие в соске шире, то сосание



Фиг. 94. Игра боксеров.

А — собака слегка присела и внимательно следит за противником, затем бросается на него; *Б* — собаки сближаются, прежде чем кинуться друг за другом вдогонку.

занимает лишь 13 мин, что вполне достаточно для насыщения, но сосательные движения продолжаются иногда даже во время сна (Росс, 1960, Джеймс, 1957).

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ФИЗИОЛОГИИ РЕЦЕПТОРОВ

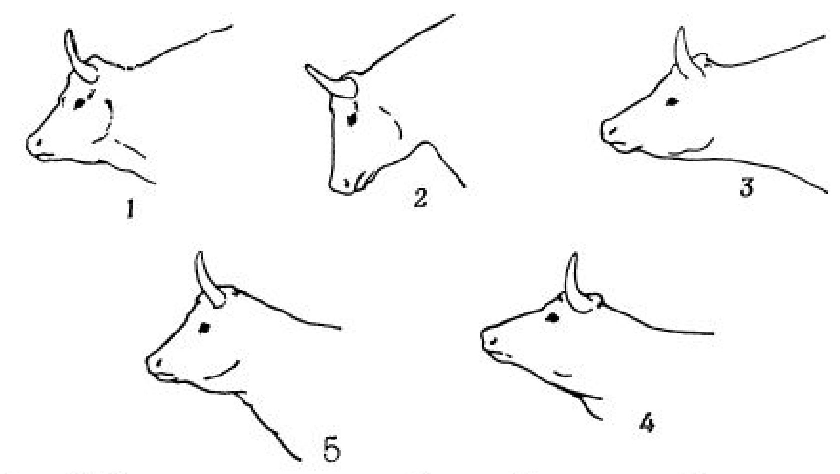
Лучше всего у собак изучено, пожалуй, *обоняние*. По данным Лонера (1926), человеку достаточно в течение 2 с подержать в руках кусок дерева, чтобы собака могла его узнать, даже если он лежит среди деревяшек, побывавших в руках других людей. К сожалению, в оценке тонкости обоняния собак разные авторы весьма расходятся. Если Ньюхауз (1953) утверждает, что острота обоняния собак в 1...100 млн. раз выше, чем у человека (каприловую кислоту собака узнает в концентрации 1/1000), то Малтон пришел к выводу (с которым, впрочем, трудно согласиться), что

обоняние собаки в 100 раз хуже, чем у человека. Их заключение тем менее правдоподобно, что обонятельный эпителий собак содержит $2{,}8 \cdot 10^8$ клеток на 7000 мм² (по данным Виланда), тогда как у человека на 500 мм² эпителия приходится $2 \cdot 10^7$ клеток (Эренсвард, 1942).

Слух у собак развит хорошо. Для звуков частотой ниже 250 Гц острота слуха у человека и собаки одинакова, для более высоких звуков порог чувствительности у собаки значительно ниже (собака слышит даже недоступные человеку ультразвуки). Андреев (1925) установил, что верхний предел слышимости для собак составляют звуки частотой 26 000 Гц. Что касается их способности понимать человеческую речь, то она еще не изучена экспериментально. Однако Уорден описал собаку, которая могла приносить различные предметы (перчатки, шары, пакеты и т. д.) исключительно по словесному приказу.

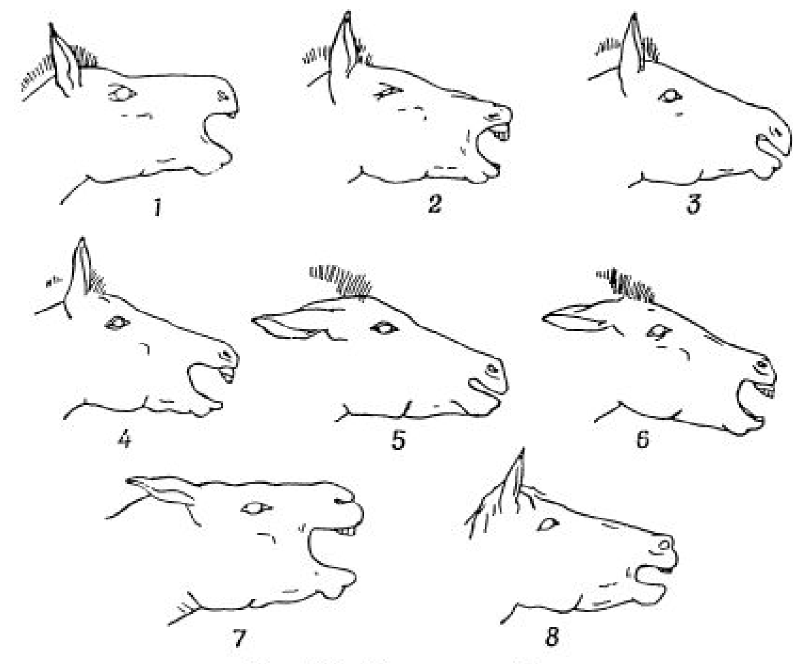
КОРОВЫ

Поведение на пастбище. Некоторые данные о поведении коров на пастбище обобщены Трайбом (1955). Коровы кормятся в основном стоя, хотя могут иногда опускаться на колени, чтобы добраться до свежей травы, например если она растет под забором. Морда медленно перемещается справа налево, так что на равномерно поросшем травой лугу животное оставляет за собой след в два раза шире своего корпуса. Лошади пользуются верхними и нижними резцами, чтобы отрывать и пережевывать каждый пучок травы. Коровы используют прежде всего свой очень подвижный язык. Животные проходят за день 4...5 км, а в жаркие, влажные или ветреные дни или когда мухи особенно им досаждают, это расстояние может увеличиваться. На старых пастбищах они вдвое чаще переходят с места на место, чем на свежих. Во время выпаса все животные повернуты в основном в одну сторону, тогда как во время отдыха коровы располагаются без всякого определенного порядка.



Фиг. 95. Положения головы и шеи быка из Камарга при общении с сородичами.

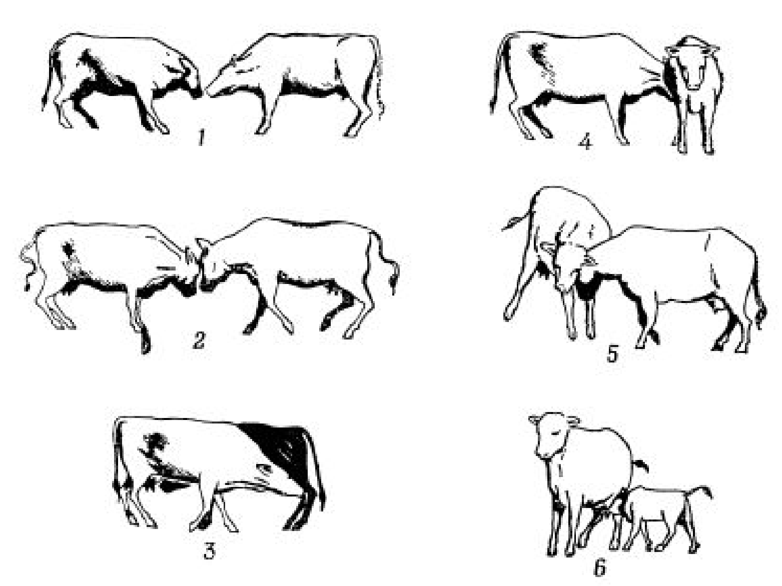
Разнообразие поз при разных состояниях выражено гораздо слабее, чем у птиц: *1* — нормальное положение; *2* — угрожающая поза; *3* — положение головы при приближении к сородичу; *4* — при бегстве; *5* — поза доминирования.



Фиг. 96. «Мимика» у зебры.

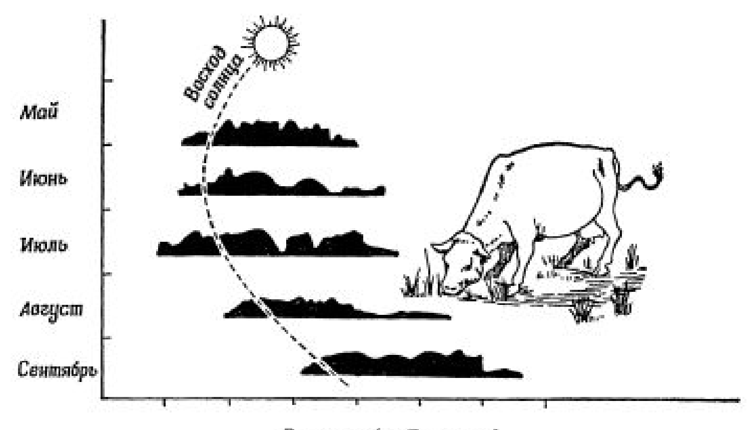
1 — выпрашивание пищи; *2* — зевота; *3*, *4* — миролюбивое выражение; *5*, *6* — угроза (обратите внимание на то, что уши в отличие от *3* и *4* прижаты к голове); *7* — другое проявление угрозы; *8* — дружелюбное выражение у лошади.

Коровы едят почти весь день. Но основное количество пищи они съедают перед рассветом, в середине утра, затем в конце дня и перед самым заходом солнца. В жаркие дни коровы едят еще и ночью. Сначала они едят всю траву подряд, но постепенно, особенно к концу дня, становятся разборчивее и некоторые виды трав совсем не трогают. Между циклами кормежки наступают периоды отдыха, во время которого животные пережевывают съеденную траву, причем все стадо обычно находится в одной



Фиг. 97. Позы доминирования и подчинения у коров.

1 — левая корова угрожает, правая приняла позу подчинения; 2 — толкают друг друга головами; 3 — одна из коров наклоняет голову к вымени другой коровы; 4 — нападение сбоку; корова, изображенная слева, одерживает верх, вторая убегает или пытается повернуться к первой головой; 5 — доминирующая корова, ударяя другую в шею, плечи или бок, заставляет принять позу подчинения; 6 — теленок играет с матерью.



Фиг. 98 Сезонные колебания момента начала пастьбы.

Ясно видна тесная зависимость интенсивности пастьбы (черные диаграммы) от времени восхода солнца.

и той же фазе активности. Не все виды трав одинаково поедаются скотом, так что стадо на лугу оставляет многочисленные «отказы» — пучки травы, которую скот не ест, тогда как другим видам и отдельным частям некоторых растений отдается явное предпочтение. По-видимому, коровы могут выбирать пищу, в которой есть недостающие их организму вещества. Если им не хватает фосфора, то они поедают кости или золу и если им предлагают на выбор пищу, обогащенную кальцием или кальцием вместе с фосфором, то они предпочитают последнюю.

Коровы избегают горького и любят глюкозу даже в больших концентрациях. Телята к тому же очень любят ксилозу, которую отвергают, например, куры. Мальтоза не привлекает их, так же как и сахарин. Они, наконец, могут пить слабые растворы соляной и серной кислот, pH которых равен 3.

Вероятно, в выборе пищи участвует не только вкус, но и обоняние, так как животные постоянно принюхиваются; однако систематически этот вопрос не изучался. Во всяком случае, они не едят траву, испачканную навозом, если, конечно, пастбище не старое и на нем осталась чистая трава. Определенную роль должно также играть осязание — коровы не едят кустарники или травы с сухими листьями.

ГЛАВА X

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

ПРОСТЕЙШИЕ

Прежде всего отметим, что деление тела на центр и периферию, столь характерное для высших животных, у простейших отсутствует. Тем не менее они часто имеют довольно сложное строение и разнообразно реагируют на внешние воздействия. Некоторые из них, например ресничные инфузории, относящиеся к отряду Discotricha, могут выполнять относительно сложные действия с помощью своих ресничек и щетинок.

До сих пор никому не удалось обнаружить у простейших суточный ритм активности, хотя это вовсе не означает, что таковой вовсе не существует. Некоторые инфузории, например сувойки, по-видимому, отличаются непрерывной активностью. Следует сказать, что простейших очень трудно наблюдать индивидуально. Фолджер в 1926 году показал, что под влиянием механического раздражения у амебы мгновенно прекращается локомоция. Оказалось, что вызвать ту же реакцию во второй раз можно только после некоторого перерыва, причем если второе раздражение наносится до окончания критического периода, то длительность реакции больше, а период последующей инактивации короче. Сходный критический период после возбуждения был обнаружен также у различных солнечников и ресничных инфузорий. Более подробные исследования провел в 1921 году Данич на *Vorticella nebulifera*. Оказалось, что привыкание к раздражению наступает после 9 повторений при энергии 500 эрг, после 15 при энергии 1000 эрг, после 40 при 1500 эрг и после 420 при 2000 эрг. В обзоре Дженкинса приводятся многочисленные примеры привыкания, суммации и утомления у простейших.

У простейших распространен *клинокинез* — форма двигательной активности, при которой число изменений направления движения в единицу времени тем больше, чем сильнее раздражение. Это реакция, подробно изученная Дженнингсом, представляет собой более примитивный вариант реакции избегания.

Возможно ли обучение у простейших? Здесь следует упомянуть знаменитые опыты Метальникова (1907—1917), который обучал

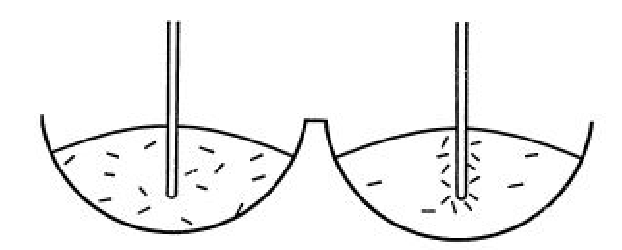
парамеций узнавать несъедобные вещества и избегать их. По его данным, способность к узнаванию улучшается с течением времени. Это заключение впоследствии было подтверждено другими авторами. Например, парамецию освещали пучком красного света и одновременно подбрасывали ей крупинки кармина, который она обычно отвергает. Если потом парамецию помещали в суспензию дрожжей, которые она обычно очень охотно поглощает, то оказалось, что при красном свете она делает это менее охотно, чем при белом. Такую реакцию относят к условным ассоциациям.

Смит (1908), помещавший парамеций в тонкие трубки, обратил внимание на то, что чем больше времени они провели в трубке, тем меньше времени тратят на поворот. Впрочем, Бьютендайк полагает, что это может быть просто результатом более длительной контактной стимуляции; животные становятся более подвижными и потому легче поворачивают. Брамшедт (1935) изучал поведение парамеций в кристаллизаторе, перегороженном пополам. Температура воды в одной половине составляла 15 °C, а в другой 45 °C. Холодная половина была темная, а теплая была сильно освещена. Парамеция располагалась на границе теплой и холодной воды в темноте. Если через некоторое время температуру воды во второй половине также довести до 15 °C, то еще в течение 15 мин парамеция будет продолжать оставаться в неосвещенной зоне. Брамштед пришел к выводу, что у парамеций возникает ассоциация «холод — темнота», но другие исследователи не разделяют его мнения. Грабовский в 1939 году проверил опыты Брамштедта, используя ту же самую методику. Он нагревал воду в одной половине сосуда в течение 90 мин, а затем уравнивал температуру обеих половин и только после этого помещал в сосуд не обучавшихся парамеций. Оказалось, что и они избегают ранее нагревавшейся и освещавшейся половины. Грабовский полагает, что причина описанного поведения парамеций кроется в изменениях газового состава воды, из которой при нагревании выделяется воздух, пузырьками оседая на стенках.

Зест (1937) поставил эксперимент в другой форме: когда парамеция заходила в освещенную половину сосуда, ее раздражали анодным током, и она быстро привыкала к темной стороне. Однако оказалось, что для парамеций характерен гальванотропизм и обычно они направляются к катоду, который в данном опыте находился как раз в темной половине. Следовательно, и в этом случае настоящего обучения не происходило. Об этом свидетельствуют и неудачные попытки Зеста научить парамеций избегать темной половины сосуда: стремление двигаться к катоду оказалось сильнее влияния электрического раздражения.

Более удачной оказалась методика Джельбер. Если опустить в культуру парамеций серебряную иглу, покрытую бактериями, то парамеции соберутся около нее, пожирая бактерий, и будут

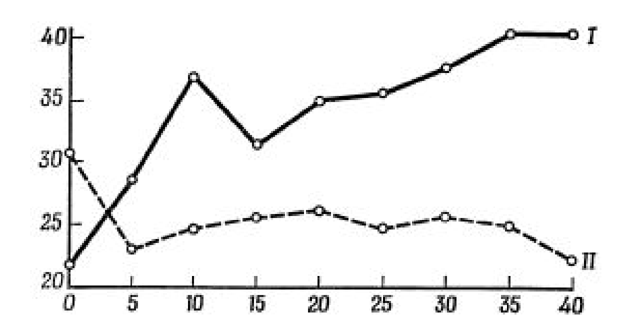
собираться даже вокруг чистой иглы. Однако Йенсен, проверяя эти опыты, заметил, что в центре сосуда создается область скопления бактерий, а по его наблюдениям, при перенесении парамеций из культуры, бедной бактериями, в культуру с большим числом бактерий активность парамеций (число перемещений в единицу



Фиг. 99. Обучение у парамеций.

В кристаллизатор с культурой парамеций опущена платиновая игла с приставшими к ней бактериями. Впоследствии парамеции собираются даже около чистой иглы (справа).

времени) значительно возрастает и они стремятся прикрепляться к любым предметам. Джельбер, однако, утверждает, что она всегда тщательно перемешивала жидкость в экспериментальном сосуде. Кроме того, по ее данным, поведение парамеций не зависит



Фиг. 100. Скопление парамеций у платиновой иглы.

Обозначение кривых: *I* — обучение с подкреплением; *II* — обучение без подкрепления По оси абсцисс отложено число проб, по оси ординат — число парамеций около иглы

от количества бактерий в культуре и к тому же парамеции всегда собираются около чистой платиновой иглы. Нужно добавить, что в опытах Джельбер, с величайшей тщательностью проводившихся в течение 15 лет, доказана возможность не только обучения, но и угасания при неподкреплении, за которым может следовать спонтанное восстановление (фиг. 99, 100).

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

Некоторые данные о строении нервной системы. В животном мире существует два типа организации: дву- и трехслойный. Одни из наиболее просто организованных «двуслойных животных»— коралловые полипы, у них имеется всего два типа тканей, эктодерма и энтодерма, между которыми лежит тонкий слой мезоглеи. Нервные элементы, граничащие с эктодермой и энтодермой, соприкасаются только в области глотки, в некоторых точках оснований щупалец, в центре подошвы и т. д. По данным Хорриджа, нервные сети у кишечнополостных не совсем однородны и внутри каждой существуют «подсети». Например, у медузы *Aurelia* специальная сеть управляет пищевым поведением, а «гигантские аксоны» (так называемые «сквозные пути»), по-видимому,— плавательными движениями колокола. У гидроидных медуз дифференциация выражена сильнее, чем у остальных стрекающих. У них нервные отростки образуют два хорошо заметных краевых кольца, которые напоминают нервную цепочку высших животных. Эти два кольца кое-где образуют соединения. У актиний не все мышечные волокна соприкасаются с нервными элементами, и большинство изученных мышц сокращается очень медленно; однако мышцы, сокращающие тело, действуют быстро. Как показали Бэнтам и Пентин (1954), у актинии *Metridium* существует реципрокная зависимость между кольцевыми и париетальными мышцами.

Сцифомедузы и гидромедузы значительно различаются по сложности организации. Для плавания сцифомедузы достаточно возбуждения, возникающего в любом краевом центре нервной сети колокола. Оказалось, что существует также координация возбуждения разных центров, которая, однако, не сказывается явно на действии мышц. В отличие от этого у гидромедуз существует целый ряд так называемых *водителей ритма*; у них обнаружены сложные накладывающиеся друг на друга системы проводников, подпороговая активность, а также значительная автономия отдельных частей тела (Пассано, 1965). Организацию поведения гидромедузы можно представить себе следующим образом:

а) простые рефлексы, при участии которых возбуждение свободно распространяется по нервной сети;

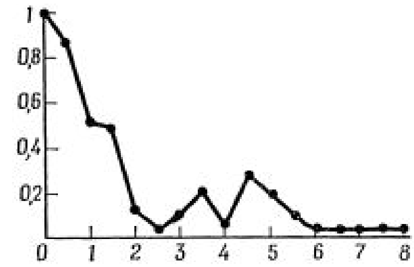
б) локальные рефлексы, при участии которых возбуждение распространяется по специализированным участкам нервной сети (например, в ротовом диске и щупальцах кораллов);

в) ритмическая активность.

Значительную трудность для понимания представляет механизм проприоцепции. В самом деле, коралловые полипы не имеют строго определенной формы, и длина мышцы в состоянии покоя

может изменяться в больших пределах. В то же время, например, актинии имеют совершенно симметричную, очень характерную форму.

Пентин высказал довольно любопытную мысль: возможно, что у многих актиний число нервных клеток не меньше, чем у такого насекомого с весьма высоким уровнем психического развития, как аммофила (10^5). Однако источники информации у актиний гораздо

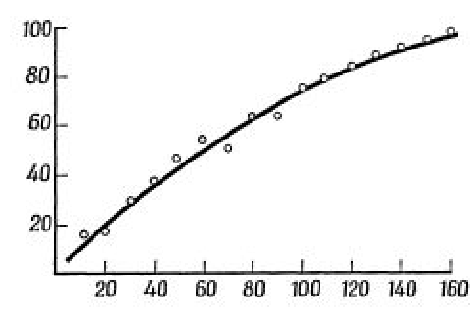


Фиг. 101. Кривая привыкания у *Hydra pirardi*.

На оси абсцисс — время механического раздражения (в часах), на оси ординат — доля животных в фазе сокращения.

более ограниченны, так как они воспринимают только тактильные и механические раздражения. Другое отличие связано со строением нервной сети, которая почти вся лежит в одной плоскости, что, по-видимому, исключает некоторые виды интеграции.

Безнервное проведение. Оказалось, что у сифонофор некоторые области эпителия совершенно лишены мышц и нервов, но тем не



Фиг. 102. Реакция *Hydra pirardi* на механическое раздражение.

На оси абсцисс — число раздражений в минуту, на оси ординат — доля животных в фазе сокращения (в %); их тем больше, чем сильнее раздражение

менее способны к проведению возбуждения за счет эпителиальных клеток, в которых возможно распространение деполяризации (как в нервных клетках). Скорость распространения возбуждения составляет 20...50 см/с, а рефрактерный период — 2...3 мс, как в немиелинизированных волокнах беспозвоночных. Возбуждение при этом распространяется не в каком-то одном направлении, а во все стороны (Маки, 1965).

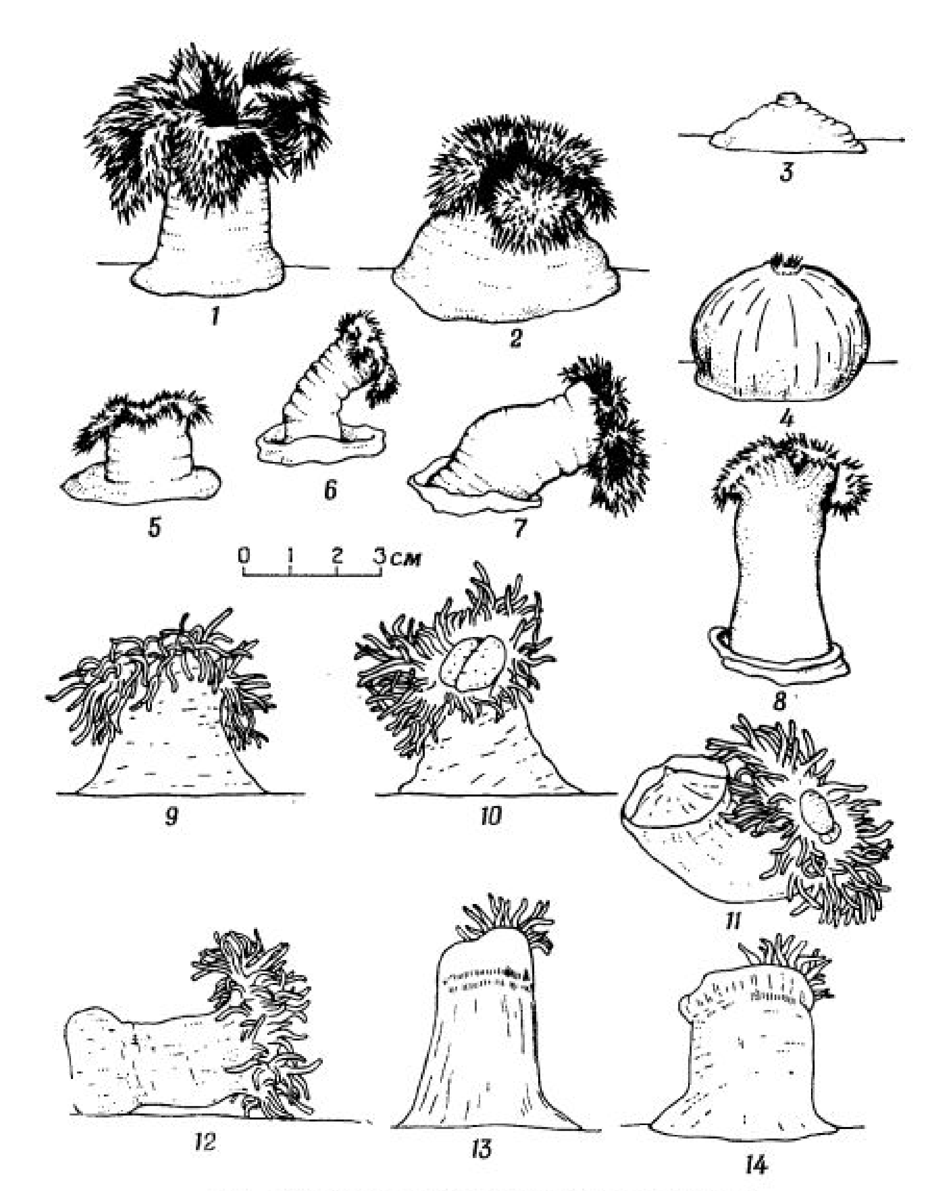
Передача возбуждения без участия нервной системы наблюдается и у гребневиков. В 1965 году Хорридж доказал это, не

прибегая к помощи гистологии. Например, между гребными пластинками возбуждение распространяется непосредственно от клетки к клетке, во всяком случае синапсы там не обнаружены. Кроме того, если нервное проведение обычного типа блокируется избытком магния, то на систему гребных пластинок он, напротив, оказывает возбуждающее действие.

Поведение. О поведении кишечнополостных известно очень немногое — отчасти, несомненно, из-за чрезвычайной замедленности их движений, а отчасти потому, что нам, существам с двусторонней симметрией, особенно трудно постичь животных с радиальной симметрией. Вероятно, у них существует очень медленная ритмическая активность. В 1950 году Пентину удалось зарегистрировать регулярные сокращения у актинии *Metridium.* Привыкание у актинии *Adamsia* было описано Нагелем еще в 1897 году. Если несколько раз подносить к ней бумажный шарик, пропитанный соком рыбы, то в какой-то момент актиния начнет его отбрасывать. Подобные реакции описаны многими авторами у разных видов кишечнополостных.

Рашфорт в 1965 году описал привыкание у *Hydra pirardi* (фиг. 101, 102). Оно наступает при многократном механическом раздражении, но не связано с утомлением, так как гидра, «привыкшая» к механическому раздражению, продолжает сокращаться при действии других раздражителей, например света. После удаления щупалец и гипостома у гидры исчезает реакция на световое и механическое раздражения, а при удалении одних щупалец блокируется реакция только на механическое раздражение. Видимо, восприятие механических раздражений связано с основанием щупалец. Некоторые виды, например *Hydra pseudoligactis*, не чувствительны ни к свету, ни к механическому раздражению. Для гибридов *Hydra pirardi* и *Hydra pseudoligactis* характерно промежуточное поведение.

Можно, пожалуй, считать доказанным, что кишечнополостным до некоторой степени свойственна ассоциативная память. Еще в 1906 году Гайнст показал, что если актиний, прикрепленных к скале на разной высоте, снять, перенести в аквариум и поместить между двумя стеклянными пластинками, то животные примут такое же положение (ротовым отверстием вверх или вниз), какое у них было в естественных условиях обитания. Можно заставить их изменить это положение, обучая в течение 24...25 ч. Но, пожалуй, наиболее важный для изучения поведения кишечнополостных опыт был поставлен в 1907 году Флёром и Уолтоном (к сожалению, с тех пор он никем не был повторен). В течение 24 ч они прикладывали кусочки фильтровальной бумаги к определенным щупальцам *Actinia* и *Tealia.* Те, как и можно было ожидать, сначала отправляли бумагу в рот, проглатывали, а затем выбрасывали, но после 5 дней обучения перестали это делать. Тогда опыт



Фиг. 103. Сложные формы поведения у актиний.

Актиния *Metridium senile*; расправление щупалец (*1*), передвижение влево (*2*), сокращение (*3*, *4*), растяжение после еды (*5*) и снова расслабление (*6*, *7*, *8*). Актиния другого вида (*Stompia coccinea*) (*9*, *10*); положение при плавании (*11*); положение на дне (*12*); распрямление после сокращения (*13*); реакция на приближение морской звезды (*14*).

продолжили, помещая кусочки бумаги уже на другую группу щупалец. На этот раз животные гораздо быстрее «научились» отбрасывать их, чем во время первого опыта, причем *Tealia* обучались быстрее, чем *Actinia*. У обоих видов выработанный навык сохранялся от 6 до 10 дней.

Симбиоз с различными животными. Большинство рыб избегает актиний из-за их стрекающих щупалец, но некоторые виды, например *Amphiprion* (рыбка-клоун), используют их как укрытие, блокируя каким-то образом действие их стрекательных клеток. Возможно, например, что ищущая пристанища рыба сначала очень осторожно прикасается к щупальцам актинии, покрываясь ее слизью (Шлихтер), а впоследствии эта слизь тормозит активность стрекательных клеток. О реакциях самой актинии на эту рыбу ничего в точности не известно.

Во всяком случае, механизм не так прост, как полагал Блох, который считал, что актиния «узнает» живущую с ней рыбку и именно против нее не применяет стрекательных клеток, но зато с удвоенной силой набрасывается на других животных того же вида.

Симбиоз с раком-отшельником. Исследования Росса (1965) показывают, что поведение актиний может быть и гораздо более сложным. Он установил, что актинии *Calliactis*, которых рак-отшельник, поглаживая клешней, заставляет взобраться на свою раковину, могут делать это и по собственной инициативе, причем поселяются иногда и на пустых раковинах (фиг. 103). Вероятно, в раковинах пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков содержится какой-то фактор (нестабильный в щелочной среде и не расщепляемый трипсином), который ответствен за это поведение. В зависимости от обстоятельств переселение актинии на раковину может занимать от 15 до 30 мин. Это действие представляет собой не просто стереотип простых рефлексов (Уилсон, 1959; Робсон, 1961). Каждое переселение — это целая задача, особенности которой определяются положением актинии относительно раковины, причем для того, чтобы вызвать переселение, достаточно присутствия даже небольшого осколка раковины. Таким образом, главным раздражителем служит, вероятно, не форма раковины, а какой-то химический агент. В каждом отдельном случае поведение актинии индивидуально. Если актиния не в состоянии перебраться на раковину, то она останавливается, сокращается и делает новую попытку. С помощью киносъемки удалось показать, насколько сложны происходящие при этом реакции, в частности зарегистрированы волны перистальтических сокращений и местные сокращения; возможно даже, что раковина подвергается действию соответствующих ферментов. Освободив подошву, актиния прикрепляется к раковине щупальцами, а затем довольно быстрым движением (за счет асимметричного сокращения продольной мускулатуры тела) переносит ее на раковину. После этого актиния

становится очень подвижной и как бы ощупывает раковину шаг за шагом, постепенно переходя с одного места на другое. Механизм столь сложных реакций пока еще непонятен.

Реакции на хищников. Другой пример быстрой и сложной реакции представляет бегство актинии *Stomphia coccinea* при появлении морской звезды или голожаберного моллюска. Здесь также важную роль играют химические раздражители. Например, отпугивающее вещество, выделяемое морской звездой, представляет собой, по данным Уорда, аминополисахарид. (Эта реакция актинии тем более поразительна, что в обычных местах ее обитания морские звезды не встречаются!) Интересно, что актинии этого вида гораздо быстрее переселяются на раковины, чем *Calliactis*.

У актинии *Stomphia* удалось выработать условный рефлекс, подвергая ее сильному электрическому раздражению при попытке уползти, чтобы избегнуть экстракта морской звезды. Через относительно небольшое время актиния начинает сжиматься (обычная реакция на механическое раздражение) при одном только действии экстракта.

Поведение колониальных форм. Колонии альционарии *Ventillum cynomorium* характеризуются очень сложным поведением, которое, по словам П. де Цеккати (1965), может заставить пересмотреть наши представления о том, что такое отдельная особь. В колонии, которая в спокойном состоянии похожа на червя, отдельные особи могут принимать вертикальное положение, так что вся колония приобретает вид дерева, одним концом вросшего в грунт. Цеккати и Бюиссон в 1964 году обнаружили у альционарий ретикулярную нервную систему, которая лежит в мезоглее и соединяет между собой отдельные полипы.

ИГЛОКОЖИЕ

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ПОВЕДЕНИЕ: СРАВНЕНИЕ С ПОЛИКЛАДАМИ (ПОЛИВЕТВИСТОКИШЕЧНЫМИ ТУРБЕЛЛЯРИЯМИ)

Нервные сети, о которых мы говорили, рассматривая кишечнополостных, характерны также для иглокожих и для плоских червей. У плоских червей вдоль тела расположены нервные тяжи, состоящие из множества аксонов — это как бы «сгущенная» часть сети. С помощью избирательных перерезок у *Planoura gilchristi* (турбеллярия) удалось показать, что возбуждение передается в мозг по самому короткому пути, после перерезки которого оно перестает распространяться; это означает, что запасных путей, по-видимому, здесь не существует. Следовательно, нервная система поликлад не является настоящей сетью, все элементы которой эквивалентны. Об этом свидетельствуют и результаты перерезки

двигательного нервного ствола вблизи «мозга»: связанные с ним мышцы перестают сокращаться и это повреждение не восстанавливается. Каждая мышца иннервируется, вероятно, несколькими нейронами; величина ответа на раздражение зависит от его интенсивности. Если раздражать какой-то участок кожи, то она собирается в складки, причем реакция распространяется вдоль тела на большее или меньшее расстояние, но никогда не переходит через среднюю линию. Таким образом, сеть, которая анатомически представляется совершенно однородной, функционально разделена на две части. Все это значительно отличает нервную систему поликлад от нервной системы кишечнополостных.

У иглокожих также есть периферическая нервная сеть. Результаты перерезок показывают, что у них, как и у поликлад, возбуждение распространяется по прямым путям и восстановление функций после перерезки невозможно. Своеобразная реакция описана для амбулакральных ножек морской звезды. Если дотронуться до аборальной стороны луча, то ножки наполняются жидкостью и вытягиваются, а если раздражать радиальный нерв, то они втягиваются. Вытягивание ножек осуществляется с помощью круговых мышц, а втягивание — с помощью продольных. По данным Смита, реакция определяется частотой раздражения: высокочастотное раздражение действует на втягивающие мышцы, а низкочастотное — на круговые мышцы, вытягивающие амбулакральные ножки. По данным Керкута (1955), раздражение приводит к активации полинейронных систем, поскольку сила реакции зависит от интенсивности раздражения, и заметного облегчения реакции при изменении частоты не наблюдается. Миллиот и сотрудники в 1954 году показали, что морской еж *Diadema antillarum* отличается особенно высокой чувствительностью к свету, который может как возбуждать, так и тормозить его активность. При внезапном затемнении иглы *Diadema antillarum* начинают сильно шевелиться. Если после этого направить на животное пучок света, то концы игл будут направлены к нему.

Если изолировать участок эпидермиса, содержащий три радиальных нерва, и перерезать два из них, так чтобы сохранился один из внешних нервов, то раздражение точки, отделенной от интактного нерва двумя перерезанными, все же будет вызывать реакцию. Она обеспечивается идущими к радиальным нервам сенсорными волокнами, которые берут начало от эпидермальных сенсилл и двигательных волокон, идущих от радиального нерва к иглам. Итак, на этом примере можно видеть, что сенсомоторные раздражения могут распространяться на значительные расстояния. Такое сходство с рефлекторной дугой резко отличает нервную систему иглокожих от нервной системы кишечнополостных. Видимо, у иглокожих одни и те же проводящие элементы уже не могут быть одновременно и чувствительными и двигательными.

Следует подчеркнуть тот факт, что иглокожие не имеют мозга и вся координация у них осуществляется за счет ганглионарных узлов, лежащих в непосредственной близости к эффекторам. Такая система допускает независимость эффекторов, например амбулакральных ножек, и в то же время не препятствует общей координации, например, при передвижении.

Может возникнуть вопрос, чему соответствует «мозг» сходно организованного животного — турбеллярии *Planocera folium*. Его удаление не препятствует ни питанию, ни передвижению, ни размножению, хотя и может несколько нарушать эти функции. Можно предполагать, что в данном случае периферическая нервная система отличается очень значительной автономностью.

У всех этих животных — иглокожих и поликлад — экспериментальное раздражение или спонтанные движения могут вызывать как возбуждение, так и торможение. У гидры также возможно и возбуждение, и торможение; у нее тормозные влияния распространяются от базального диска, а двигательная активность — из-под гипостома.

Фон Икскюль в своей знаменитой работе 1897 года, называя морского ежа «республикой рефлексов», сделал следующее меткое сопоставление: собака движется потому, что переставляет конечности, а морской еж движется потому, что конечности (иглы) переставляют его. Хотя это выражение очень удачно, сам фон Икскюль отмечал, что здесь все же существует некоторая интеграция. В 50-х годах Керкут показал, что у морской звезды есть отдельные центры для каждого луча, расположенные при соединении радиального нерва с окологлоточным нервным кольцом. Пять окологлоточных центров звезды играют ту же роль, что и мозг у других беспозвоночных. Во всяком случае, такая организация нервной системы допускает значительное разнообразие поведения, как это еще в 1887 году было описано Прейером у *Asterias glacialis* и *Astropecten aurantiacus*. Если перевернуть звезду оральной стороной кверху, то она приложит все усилия, чтобы вернуться в нормальное положение, причем нет двух звезд, которые делали бы это одинаково, да и одна и та же звезда каждый раз ведет себя по-новому. Морские звезды прекрасно умеют открывать раковины устриц, изо всех сил оттягивая одну из ее створок, т. е. могут отличать устриц от других моллюсков и выполнять чрезвычайно координированные действия.

Но может ли поведение иглокожих изменяться под влиянием опыта? Мы можем привести данные Прейера, полученные на *Ophiomisca* и *Ophiodesma*; их обездвиживали с помощью пяти палочек, воткнутых в выемках между лучами. Звезды могут освобождаться несколькими равноценными способами, не отдавая предпочтения ни одному из них. Однако оказывается, что время, необходимое для освобождения, сокращается по мере накопления

опыта. Вен (1921) блокировал перемещение звезды в каком-либо направлении с помощью колышков, и в конце концов она двигалась в другую сторону даже после того, как колышки убирали. Наконец, Дженнингсу удалось научить морских звезд пользоваться только определенными лучами. Для этого он заключал остальные лучи в стеклянные трубки. Эти опыты никем не были повторены.

ЧЕРВИ

ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ

Поведение плоских червей (планарий) кажется очень простым. Однако оно чрезвычайно интересно для физиолога, так как черви обладают способностью к регенерации. Регенерирует даже мозг, вернее те чрезвычайно слабо развитые ганглии, которые заменяют его.

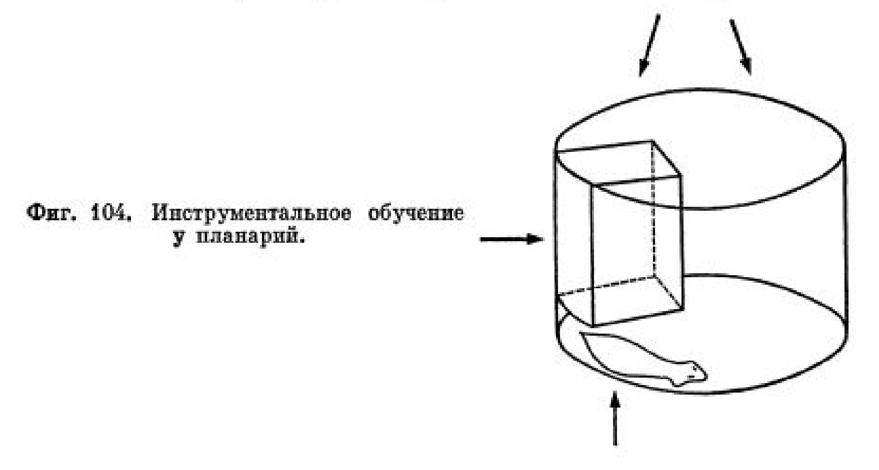
Установлено, что у плоских червей возможно *привыкание* к действию повторяющихся раздражителей. Дилк (1937), изучавший *Dugesia gonocephala*, показал, что привыкание к механической вибрации в значительной степени зависит от параметров раздражения. Оно возможно, когда возбуждение длится 1...2 с с интервалом между раздражителями не больше 10...15 с; если интервалы длиннее, а раздражение короче, то привыкание не происходит.

Удалось также показать возможность образования у плоских червей простых ассоциаций при использовании методики «прерывистого обучения»; непрерывное обучение, по данным Джейкобса (1962), дает плохие результаты. Бесту и Рубинштейну удалось даже научить плоских червей проходить простой двухходовый лабиринт.

В экспериментах на этих животных было обнаружено еще более интересное явление. Мак-Коннелл, Джейкобс и Кимбел (1956) методом «прерывистого обучения» (50 проб в день) выработали у *Dugesia dorotocephala* условный рефлекс, сочетая со светом действие электрического тока. Обученных червей разрезали пополам и половинки помещали в разные сосуды. После полной регенерации обеих половинок проверяли сохранность условных рефлексов. Оказалось, что обе планарии (одна из них с заново выросшим головным концом) сохранили ранее выработанные рефлексы. В другом опыте те же авторы отрезали у планарии хвост, после чего обучали головной конец; затем вновь отрезали выросший хвост и давали ему регенерировать. Оказалось, что даже такая планария, регенерировавшая из ткани, *появившейся после обучения*, сохраняет первоначально выработанные рефлексы. То же самое происходит, если необученную планарию содержать в аквариуме, куда добавлен гомогенат из обученных

планарий. Результаты этих последних опытов навели на мысль, что во время обучения образуется какое-то вещество, которое распределяется по всему телу планарии. Было высказано предположение, что таким веществом служит рибонуклеиновая кислота, в сложных молекулах которой может быть закодирована информация. В пользу такого предположения говорило и нарушение обучения при добавлении рибонуклеазы в воду, в которой содержались регенерирующие планарии.

Возможно, однако, и другое объяснение этих опытов. Так, Йенсен отметил, что у планарии всякое сильное ритмическое

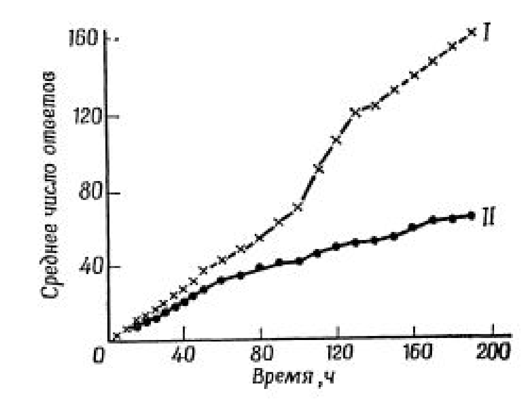


Фиг. 104. Инструментальное обучение у планарий.

раздражение снижает число положительных реакций и увеличивает число отрицательных реакций на любой раздражитель. Следовательно, электрошок должен вызывать увеличение числа отрицательных реакций на свет, что нельзя считать настоящим обучением. Впрочем, впоследствии мы увидим, что такое объяснение приложимо не ко всем опытам школы Мак-Коннелла.

На фиг. 104 и 105 представлены результаты опытов Ли (1963), который пытался доказать возможность инструментального обучения у планарий. Планарий освещали ярким светом, который автоматически выключался, если они проползали над небольшим фотоэлементом; одновременно он выключался и у контрольных животных. Оказалось, что планарии успешно обучаются в таком аппарате. Однако, как указывает Йенсен, при трактовке результатов этих опытов необходимо учитывать одну особенность поведения планарий, описанную еще в 1903 году Пирлом. Как обнаружил Пирл, эти животные не способны долго двигаться без отдыха. Если принуждать их двигаться, то фазы активности становятся все более и более короткими и в конце концов черви передвигаются на очень небольшое расстояние, почти тут же

располагаясь на отдых. Йенсен полагает, что в опытах Ли червь, который случайно пересекал пучок света, идущий к фотоэлементу, несомненно, останавливался на отдых где-то совсем вблизи от него. Поэтому, когда снова загорался свет, вероятность того, что планария выключит его просто за счет случайного перемещения, была очень высокой. Что касается контрольных животных, то они также останавливаются при наступлении темноты, но в самых разных местах. Остается проверить, действительно ли планарии ведут себя в аппарате Ли так, как это утверждает Йенсен. Опыты Беста свидетельствуют о том, что черви вовсе не остаются возле фотоэлемента после выключения света. Наоборот, после того как



Фиг. 105. Ход инструментального обучения у планарий.

Подкреплением правильных реакций служило 15-минутное затемнение животных. *I*—опыт (14 червей); *II* — контроль (14 червей).

свет выключается, они часто весьма активно ползают по аппарату и могут даже сделать в нем полный круг. Более того, если в аппарате Ли фотоэлемент, управляющий выключением света, был расположен на периферии, то Бест поместил его в центре, и, хотя планарии предпочитают находиться на периферии, а не в центре, образование условного рефлекса все же происходило успешно.

Чему можно обучить планарий? Бест считает, что гораздо большему, чем можно себе представить. У планарий в лабиринте удается наблюдать подобие обучения методом проб и ошибок, а также признаки конфликта при решении задач, в которых требуется «переучивать» полученный навык. При этом червь впадает в апатию, которая обусловлена вовсе не утомлением, так как он активно плавает, как только попадает в сосуд, в котором живет.

Пайрок и Бест обнаружили у планарий способность к реминисценции, которая выражается в явном улучшении результатов после перерыва в обучении. Подобное явление было описано ранее у крыс и людей.

Джейкобсон изучал особенности угасания условных реакций у планарий и показал, что оно зависит от вида животного и типа

условного рефлекса. Любопытное наблюдение сделал Эрнхарт. В его опытах лучше обучались планарии с двумя головами. Таких планарий легко получить при регенерации. Можно отрастить у планарии и гораздо больше двух голов, но никто пока не занялся обучением таких экземпляров. Бест и Рубинштейн в своих экспериментах заставляли планарий выбирать одно из двух возможных решений в лабиринте с отшлифованными стенками и другое — в лабиринте с шероховатыми стенками. Две из трех обучавшихся планарий не справились с задачей, но одна, как это ни странно, добилась успеха. А. Гриффарду удалось научить планарий реагировать на вибрацию поворотом налево, а на свет — поворотом направо.

Некоторые замечания по поводу экспериментов на планариях. Несомненно, обучение планарий выдвигает целый ряд трудных для объяснения вопросов, которых, как справедливо отметил Мак-Коннелл, и без того слишком много в теории обучения. Для планарий, например, очень характерно следующее парадоксальное явление, описанное Керником (1958) и Кальвином с сотрудниками (1956): если продолжать обучать планарию, у которой число правильных решений достигло 100%, то оказывается, что результат этот очень непрочен и доля правильных решений быстро снижается. Вероятно, эта особенность связана с примитивным строением их нервной системы. Она проявляется и в отсутствии четкой зависимости между силой условной реакции и скоростью угасания: даже очень прочно выработанные реакции угасают очень быстро.

Роль РНК. Мы уже видели, что выработка условных реакций у планарий улучшается, если кормить обучаемых планарий гомогенатом обученных. Однако интерпретация этих данных усложнилась после работ Хартри, Мортона и Кейт-Ли. Оказалось, что тот же эффект «переноса условных реакций» дает и гомогенат планарий, просто подвергавшихся каким-то манипуляциям, или таких планарий, на которых воздействовали светом без сопутствующего электрического раздражения. Для уточнения этого вопроса Хамфри и Мак-Коннелл (1964) одной группе планарий вводили гомогенат из планарий, обученных избегать белую ветвь Т-образного лабиринта, где их раздражали током, а другой группе — гомогенат планарий, которых раздражали током независимо от цвета лабиринта. По их данным, гомогенат обученных животных оказался гораздо более эффективным.

В высшей степени интересный опыт поставил недавно Альберт (правда, на крысах, а не на планариях). Он вырабатывал у крысы условный рефлекс, локализованный в одной половине коры, и удалял эту половину, после чего рефлекс исчезал, однако он мог восстановиться после введения крысам гомогената удаленного полушария. Ничего подобного не происходило, если крысе вводили гомогенат какой-то другой части мозга или же гомогенат

обученного полушария после нагревания до 70 °С или после обработки рибонуклеазой. Обработка ткани трипсином не препятствовала переносу. Подобные факты позволили Мак-Коннеллу сделать заключение, что обучение приводит к каким-то изменениям в РНК. Это представление согласуется и с ранними данными Хидена об увеличении содержания РНК в нервной ткани обученных крыс по сравнению с необученными.

Критические замечания Торпа о роли РНК в хранении следов памяти. Гипотеза эта казалась очень соблазнительной из-за явного параллелизма с теорией кодирования генетической информации. Но, как отметил Торп, нет никаких доказательств того, что ДНК или РНК служат единственными носителями генетической памяти. Трудность возникает при расчете количества информации, которую должна содержать информационная молекула. Для высших многоклеточных животных такой расчёт вообще невозможен, но для бактерий по предварительным подсчетам оно составляет примерно 10^{12} бит. По Бименту, развитие бактерии обеспечивается при скорости передачи информации 100 бит/с, а это, по его мнению, в несколько раз превышает возможности молекулы РНК.

Что касается ДНК, то, учитывая огромное количество информации, закодированной в ее молекуле, приходится приписать ей значительную стабильность в присутствии шумов любого типа (особенно тепловых). Нужно, следовательно, чтобы она была строго изолирована от внешнего мира и делилась пополам, невзирая на изменения среды (в этом генетики твердо уверены). На самом же деле молекула ДНК, как и любая другая молекула, не может быть полностью независимой от внешней среды. Будучи изолированной, она не воспроизводится, так как для воспроизведения необходимы ферменты и белки, да и сам механизм удвоения не застрахован от внешних воздействий. В сущности прав был Вейс, считавший абсурдным упрощенчеством все попытки описать поведение клетки, учитывая лишь один из ее компонентов; на самом деле поведение определяется не тем или иным химическим веществом, а всей сложной системой в целом.

Гипотеза о том, что РНК кодирует индивидуальную память, так же как ДНК кодирует генетическую [1], вызвала много серьезных возражений как с точки зрения биохимии, так и с точки зрения психофизиологии и в настоящее время оставлена. Приведем некоторые из этих возражений. Прежде всего, как указывает Гэйто, молекула РНК слишком лабильна и может служить только для хранения кратковременной памяти. Кроме того, психофизиологи, выдвигавшие эту гипотезу, определяли обычно общее содер-

---

[1] Подробный анализ этого вопроса дан в монографии Д. Гэйто «Молекулярная психобиология», изд-во «Мир», М., 1969.— *Прим. перев.*

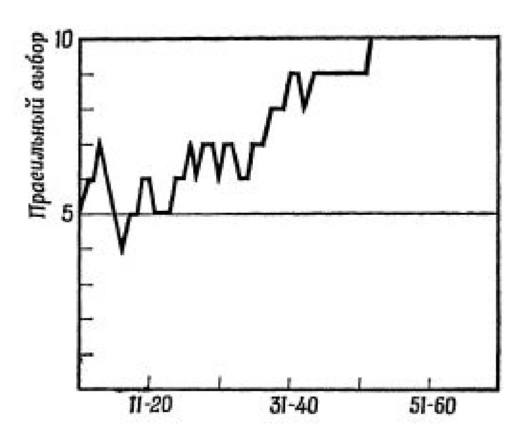
жание РНК, тогда как в клетке содержится по крайней мере шесть разных ее видов.

Есть трудности и другого порядка. Известно, например, что раздражение некоторых участков мозга во время нейрохирургического вмешательства вызывает у больных очень четкие, детальные воспоминания, иногда о мельчайших событиях прошлого. Пенфилд описал случай, когда оперированный каменщик во всех деталях вспомнил несколько кирпичей, которые он держал в руках, когда давным-давно складывал стену, причем все описанные подробности подтвердились при проверке.

Известно также довольно много случаев феноменальной памяти, сохраняющей все подряд. Приведем в качестве примера музыкальную память Листа, а также способность Огюста Конта сочинять в уме, запоминая фразу за фразой всю книгу. В этих случаях память напоминает бесконечную магнитофонную ленту, на которую записывается абсолютно все. Но какая молекула может принять такое количество информации?

КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ

Морские черви, например *Arenicola marina*, стали объектом многочисленных исследований благодаря легкости их содержания в лаборатории. Этот червь живет в иле лиманов, в норках, которые имеют форму V-образных трубок. Вода в них циркулирует благодаря дыханию и передвижениям червя; обновление воды происходит через каждые 4 мин. Эти ритмические движения связаны, по-видимому, с активностью диффузного надглоточного нервного сплетения, причем активность эта не рефлекторная, а совершенно спонтанная. Дефекация осуществляется независимо от наполнения задней кишки, в соответствии с ритмом внутренних часов. Уэллс сравнивает поведение червей с ритмической активностью сердца позвоночных, однако у червей ритм, несомненно, гораздо сложнее.



Фиг. 106. Поведение *Nereis virens* в Т-образном лабиринте при подкреплении правильных реакций затемнением. На оси абсцисс — число проб.

У кольчатых червей, разумеется, обнаружено привыкание, особенно хорошо изученное на примере «бродячей» аннелиды

Nereis pelagica (фиг. 106). Этот червь быстро привыкает к механическим раздражениям, движущейся тени и увеличению интенсивности света. Длительность привыкания зависит от числа раздражителей и интервалов между ними. Встречается у этого червя также весьма любопытное явление, которое по аналогии с латентным обучением названо «латентным привыканием». Если воздействовать на червя светом несколько большей, чем обычно, интенсивности, при которой у него не возникает никакой видимой реакции, то впоследствии при более значительных изменениях интенсивности привыкание будет происходить гораздо быстрее, чем можно было бы ожидать. По данным Кюнзера (1958), у дождевого червя привыкание к механическим раздражениям ограничивается сегментами, расположенными по соседству с теми, которые раздражали. По мере удаления от раздражаемого сегмента привыкание проявляется все слабее. При этом даже в пределах одного сегмента привыкание к одному раздражителю (механическому) не влечет за собой привыкания к другим раздражителям (термическому и электрическому).

Аннелиды способны и к ассоциативному обучению. Оно связано с некоторыми формами их поведения, которые оказались гораздо более сложными, чем представлялось на первый взгляд. Малек (1927), например, описал различные приемы, которые использует дождевой червь, когда он втаскивает в свою норку опавшие листья, которые служат ему пищей. Он производит при этом весьма разнообразные действия и лишь после 10...12 неудачных попыток бросает слишком большие, негнущиеся листья.

Выработка условных рефлексов у кольчатых червей. Возможность выработки условных рефлексов у кольчатых червей доказана уже довольно давно. Напомним вкратце, какие меры принимались для того, чтобы исключить возможность «псевдообусловливания». Прежде всего учитывалась *частота появления реакции, которую хотели сделать условной.* Например, у дождевого червя сокращение туловища в ответ на прикосновение наблюдается сначала в 10% случаев, а по мере увеличения числа опытов все реже и реже. Принималась во внимание и *возможность сенсибилизации безусловным раздражителем*, который обычно бывал достаточно сильным, а также возбуждающее действие нейтрального раздражителя. Например, вибрация, сочетаемая со световым (безусловным) раздражителем, и сама по себе оказывает довольно сильное возбуждающее действие.

У кольчатых червей пытались вырабатывать не только реакции избегания, но и пищевые условные рефлексы. Оказалось, что поведение червей в ходе выработки условных рефлексов очень сходно с поведением позвоночных. Йеркс одним из первых показал, что у олигохет обучение осуществляется методом проб и ошибок. Дождевые черви *Allobophora foetida* оказались способными к раз-

личению в Т-образном лабиринте. Одна из его ветвей (с гладкими стенками) вела в темную влажную камеру, а другая (оклеенная наждачной бумагой) — в камеру, где червя ожидало «наказание» (солевой раствор или электрошок). Для того чтобы заставить червя двигаться, надо потрогать заднюю половину его туловища или сильно осветить его. Привычка поворачивать в определенную сторону вырабатывается у червей после 20...100 проб.

Опыты на кольчатых червях подтвердили обнаруженную у других животных зависимость результатов обучения от его режима. Оказалось, что наилучший результат достигается после 80 проб, разделенных промежутками в 50 с.

Пример *угасания* у дождевых червей приводят Ратнер и Миллер. Характерное для них слишком быстрое угасание не является исключением; так, по данным Брауна и Джейзельхарта, условный мигательный рефлекс у человека и у кролика также угасает очень быстро. При *частичном подкреплении*, как показал Вайерс, обучение у дождевых червей не нарушается. Напомним, что, по данным Гонзалеса, при частичном подкреплении обучение у рыб невозможно. Как и у позвоночных, ход обучения у аннелид сильно зависит от величины отставления (интервала между условным и безусловным раздражителями), а также от интервала между пробами. Рааб в 1939 году показал, что для дождевых червей оптимальный интервал между раздражителями составляет 0,5 с; при увеличении этого интервала до 3 с условные реакции проявляются реже, а при интервале в 4 с вообще исчезают.

Тот факт, что значения оптимальных временны́х параметров процесса обучения совпадают у самых разных животных (в особенности это касается интервала 0,5 с между раздражителями), по мнению Ратнера, можно объяснить либо общностью физико-химических основ обучения у самых разных видов животных, либо каким-то артефактом, неизбежным при наших методах исследования. Характерное для дождевого червя ухудшение обучения при сокращении интервалов между пробами («массированное» обучение) обнаружено также у таракана и является, по-видимому, общей закономерностью.

Отличительную особенность обучения кольчатых червей составляет незначительная роль в нем мозга (надглоточный и подглоточный ганглии). Черви продолжают обучаться после удаления одного или обо́их ганглиев, только в этом случае интервал между пробами не должен превышать 15 с, тогда как у интактных червей он может быть гораздо больше.

Впрочем, по мнению Кларка, надглоточный ганглий следует рассматривать скорее как гормональный, а не как нервный центр, так как он состоит преимущественно из нейросекреторных клеток. Удаление мозга у обученных животных не сказывается на сохранении ранее выработанных навыков. Однако у животных, обучавшихся после удаления мозга, условные рефлексы сохраняются хуже, чем у интактных.

По мнению Арби, задачи, которые могут решать кольчатые черви, явно превосходят по сложности обычные условные рефлексы. Они легко решают задачи в Т-образном лабиринте и способны даже к спонтанному чередованию (когда животное, которое заставили повернуть направо, в следующий раз поворачивает налево). Б. Рейд утверждает даже, что они способны к латентному обучению, однако Арби не удалось подтвердить это.

МОЛЛЮСКИ

Нужно сразу отметить, что головоногие моллюски (осьминоги, кальмары, каракатицы) резко отличаются от остальных моллюсков своим крупным мозгом и сложным зрительным аппаратом. Мы начнем с более простых групп моллюсков — пластинчатожаберных и брюхоногих.

Хамфри одним из первых систематически исследовал привыкание у канадских улиток *Helix albilabris*. Он помещал их на деревянную платформу, которая покачивалась каждые 2 с. Сначала ползущая улитка при каждом колебании платформы останавливалась и втягивала рога, но по мере повторений эта реакция становилась слабее, а после 50...60 повторений исчезала совсем и притом настолько прочно, что стало трудно заставить улитку убирать рога даже при достаточно сильном ударе тока. Эти изменения поведения нельзя объяснить утомлением, так как в конце концов всегда удается подобрать раздражитель, достаточно сильный, чтобы вновь вызвать реакцию.

Возможность образования *ассоциаций* у пресноводных улиток *Physa gyrina* обнаружил в 1917 году Томпсон. Прикосновение к ноге вызывает у этого моллюска сокращение мускулатуры, не распространяющееся на ротовой отдел. Если же прикасаться к ноге в тот момент, когда моллюск вползает на лист латука, то через некоторое время прикосновения окажется достаточно, чтобы вызвать жевательные движения. Эта ассоциация сохраняется около 12 дней. Если не давать подкрепления 10...12 раз, то наступает угасание, причем для восстановления угашенной реакции требуется меньше времени, чем для ее выработки.

Многочисленные попытки обучения моллюсков в лабиринте дали противоречивые результаты, что связано, несомненно, с различиями в методике постановки опытов. Во всяком случае, Гарту и Митчеллу в 1926 году удалось обучить сухопутного брюхоногого моллюска *Rumina decollata* находить путь в Т-образном лабиринте.

«ПУТЕШЕСТВИЯ» ПАТЕЛЛИД

С давних пор внимание исследователей привлекла одна особенность поведения моллюсков семейства Patellidae (морские блюдечки). Обычно они живут на скалах, выбирая углубления, точно соответствующие по форме их раковинам. Удаляясь на некоторое расстояние от своего углубления в поисках пищи, они потом находят его в большинстве случаев. Можно было бы предположить, что они отмечают свой путь какими-нибудь выделениями, по которым и ориентируются, но Пьерон еще в 1909 году показал, что это не так. Торп считает, что ориентация у пателл (*Patella*) осуществляется за счет координированной деятельности разных органов и граничит с настоящим «знанием окружающей среды».

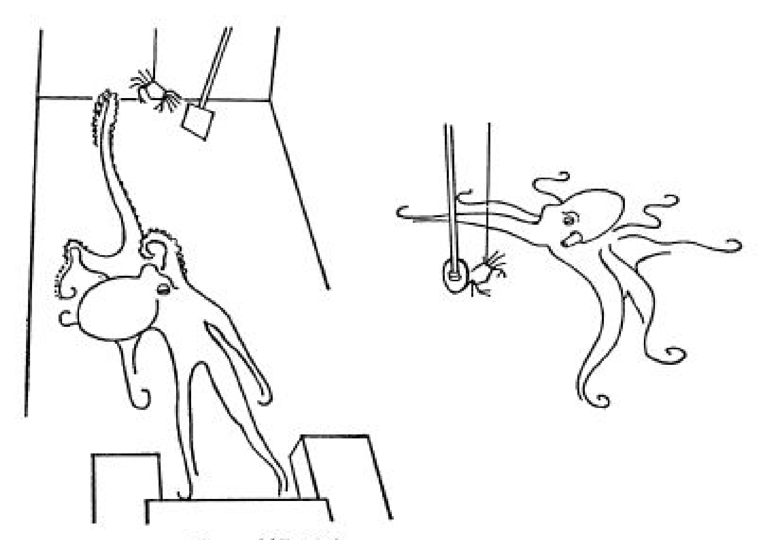
Число правильных возвращений «домой» обратно пропорционально расстоянию, однако максимальное расстояние, на которое пателлы могут удалиться от дома, разные авторы оценивают по-разному. Так, Дэвис утверждает, что они могут возвращаться с расстояния 1 м, тогда как по данным Пьерона лишь 2 моллюска из 9 смогли вернуться с расстояния 20 см. Дело здесь, несомненно, в индивидуальных различиях, которые, должно быть, весьма значительны.

Стефенсон и его сотрудники изучили эту форму поведения у вида *Patella granularis*; эти моллюски способны возвращаться с расстояния 40 см. Все они с большой точностью узнавали свои «дома» даже среди множества других. Случилось однажды, что один из двух помеченных моллюсков (А), живших друг подле друга, вернулся чуть раньше второго (Б) и занял по ошибке его место. Моллюск Б, обнаружив это по возвращении, мягко подтолкнул А к его квартире и занял свое освободившееся место. Отдельные особи не имеют определенного места жительства. Иногда блюдечки пользуются путем, которым шли перед этим, но не обязательно. И если такое блюдечко перенести на некоторое расстояние в сторону, то оно все еще сможет найти свой «дом». Огуши, изучавший поведение японских блюдечек, показал, что они тем лучше помнят «дом», чем дольше в нем находились.

Случаи возвращения домой описаны и у других моллюсков. Все они свидетельствуют о том, что многие моллюски обладают способностями, намного превосходящими те, что необходимы для прохождения простого лабиринта. Следовательно, если опыты с лабиринтом дают иногда неопределенные результаты, то причина этого кроется в неадекватности методики; задача (или субстрат?) не имеет для животного смысла. Можно даже было бы сказать, что задача их «не интересует», если бы такое выражение было применимо к моллюскам. Конечно, подобные опыты нужны, но они должны проводиться в условиях, максимально приближенных к естественным, т. е. быть биологически важными для животного.

ГОЛОВОНОГИЕ

Наиболее интересной чертой *полового поведения* головоногих являются их брачные демонстрации, особенно яркие у каракатиц. Готовый к спариванию самец покрывается темными и светлыми полосами. Эта окраска предназначается в основном для других самцов, которые при виде ее и сами покрываются такими же полосами; в то же время хроматофоры самок совершенно не реагируют на



Фиг. 107. Обучение у осьминога.

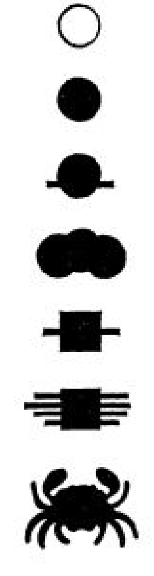
Животное, испытавшее электрошок в момент приближения к крабу, больше не нападает на него спереди, а подбирается сбоку или сзади.

присутствие самца. Наиболее мелкие и невзрачные самцы тут же отступают, так что настоящих драк не происходит и все ограничивается этим своеобразным «запугиванием».

Врожденное и приобретенное поведение (фиг. 107). Поскольку у головоногих моллюсков совершенно не принято проявлять материнскую заботу о потомстве, весь арсенал необходимых для выживания реакций является у молодых особей, вероятно, врожденным. Изучать эти реакции у молодых осьминогов очень трудно из-за их крошечных размеров (меньше 1 мм). Более доступны в этом отношении каракатицы, длина которых при появлении на свет составляет 1 см. Интересно отметить, что их реакции отличаются высокой избирательностью, и единственный раздражитель, который неизменно может их вызвать, это ракообразное из рода *Mysis*. Они активно нападают даже на мизиду, помещенную в стеклянную трубку. Это свидетельствует о том, что главными раздра-

жителями здесь являются зрительные. Неподвижные предметы, даже неподвижные мизиды, не привлекают внимания каракатиц. Определенное значение имеет контраст с фоном, так как именно *Mysis*, окраска которых наиболее контрастна по отношению к грунту, атакуются в первую очередь. Молодые каракатицы, впервые в жизни хватающие мизиду, делают это совершенно так же, как и взрослые, вытягивая свои самые длинные щупальца. Единственное отличие — сравнительно длительный промежуток времени (около 2 мин) между тем моментом, когда каракатица увидела мизиду, и началом нападения. Однако он сокращается до нескольких секунд при последующих попытках. В то же время реакция становится постепенно менее избирательной и мало-помалу каракатица начинает бросаться на все движущиеся раздражители, приблизительно подходящие по размеру. При этом она все же предпочитает предметы продолговатой формы, движущиеся в направлении своей длинной оси.

Через некоторое время реакция на мизид и продолговатые предметы ослабевает, и молодые каракатицы начинают интересоваться совершенно не похожими на них крабами. Они нападают на них сзади и хватают всеми своими щупальцами, а не двумя самыми длинными, как при охоте на мизид (фиг. 108).



Фиг. 108. Виды приманок, предъявлявшихся каракатице.

Интенсивность реакции возрастала при переходе от верхних приманок к нижним.

Врожденная реакция нападения настолько сильна у молодых животных, что они в течение 6 ч продолжают бросаться на мизиду, заключенную в стеклянную трубку, хотя и не могут ее достать. Взрослые в той же ситуации отступают раньше — максимум через час.

Обучение и зрение. Поразительна конвергенция строения глаза головоногих моллюсков и позвоночных. И те и другие имеют роговицу, радужную оболочку, хрусталик и сетчатку, только наведение на резкость осуществляется у головоногих за счет удаления или приближения хрусталика к сетчатке. В области оптимальной зрительной чувствительности у каракатиц на 1 мм^2 приходится по 150 000 зрительных элементов, тогда как у человека их всего 65 000. Разрешающая способность глаза каракатиц сопоставима с нашей.

Бойкотт предложил интересную методику обучения осьминогов. В аквариум опускают краба или кусок рыбы, к которому прикреплена какая-нибудь фигура, например белый квадрат, покачивающийся сверху вниз. Уже после трех-четырех предъявлений осьминог бросается на квадрат, опускаемый в аквариум без пищи. Очень быстро происходит спонтанная генерализация, и осьминог бросается на любой движущийся предмет, более или менее похожий на первый. Реакцию можно сделать более избирательной, если неправильные ответы «наказывать» электрическим раздражением.

Осьминоги бросаются на небольшие предметы, но обычно отступают перед предметами крупнее себя. Они способны воспринимать размеры предметов, например отличать квадрат со стороной 4 см от квадрата со стороной 8 см, даже независимо от расстояния, на котором те находятся. Например, реакция различения не пострадала, когда размеры аквариума были увеличены вдвое, хотя осьминоги находились в одном его конце, а раздражитель по-прежнему предъявлялся в противоположном. Различение сохранялось, если размеры обоих предметов увеличивались в 4 раза, и нарушалось только при увеличении их в 8 раз.

Различение формы. Осьминоги могут также различать фигуры одинаковых размеров, но разной формы и даже по-разному ориентированные одинаковые фигуры. Сазерленд установил, что они способны отличать горизонтально расположенный прямоугольник от расположенного вертикально, но не могут различать прямоугольники, если один из них наклонен вправо, а другой влево. Длину прямоугольника осьминогам легче оценить при его горизонтальном расположении, чем при вертикальном. Оказалось, что элементы сетчатки образуют горизонтальные и вертикальные ряды с очень малым наклоном, причем горизонтальных элементов меньше, чем вертикальных.

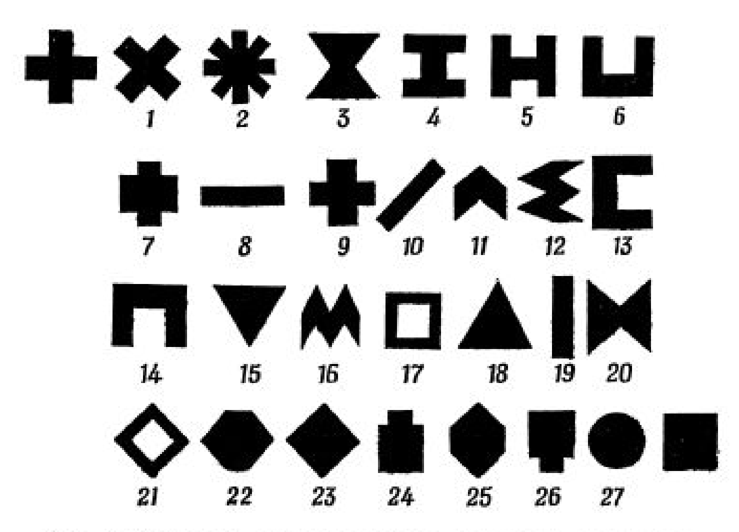
Очевидно, различение объектов, находящихся в горизонтальном и вертикальном положениях, зависит от ориентации тела. Сохраняется ли оно после разрушения статоцистов, когда глаза больше не могут сохранять положение, определяемое силой тяжести? Легко видеть такую ориентацию у нормальных животных, зрачок которых имеет форму горизонтально расположенной щели. После разрушения статоцистов ориентация тела и глаз нарушается и животное перестает отличать горизонтальные прямоугольники от вертикальных.

Осьминоги могут также воспринимать *поляризованный свет* и различают световые пучки, поляризованные во взаимно перпендикулярных плоскостях. Различение затрудняется, если этот угол меньше прямого.

Если во время опыта осьминогам приходится различать больше одной пары раздражителей, то их реакция зависит от степени сходства между этими парами. Например, если они обучились отличать маленькие квадраты от больших, а затем их обучают отличать вертикальные прямоугольники от горизонтальных, то обучение второй задаче происходит медленнее, а если вторая задача

состоит в различении черного и белого, то обучения не происходит (фиг. 109).

Головоногие оказались способными к *переделкам выработанных навыков*, но индивидуальная изменчивость этой способности очень велика, и выполняется вторая реакция хуже, чем первая. Создается впечатление, что переделка связана у осьминога скорее с образованием новых нейронных связей, чем с перестройкой старых. В самом деле, переделка всегда оказывается временной, а если



Фиг. 109. Формы, которые могут различать осьминоги.

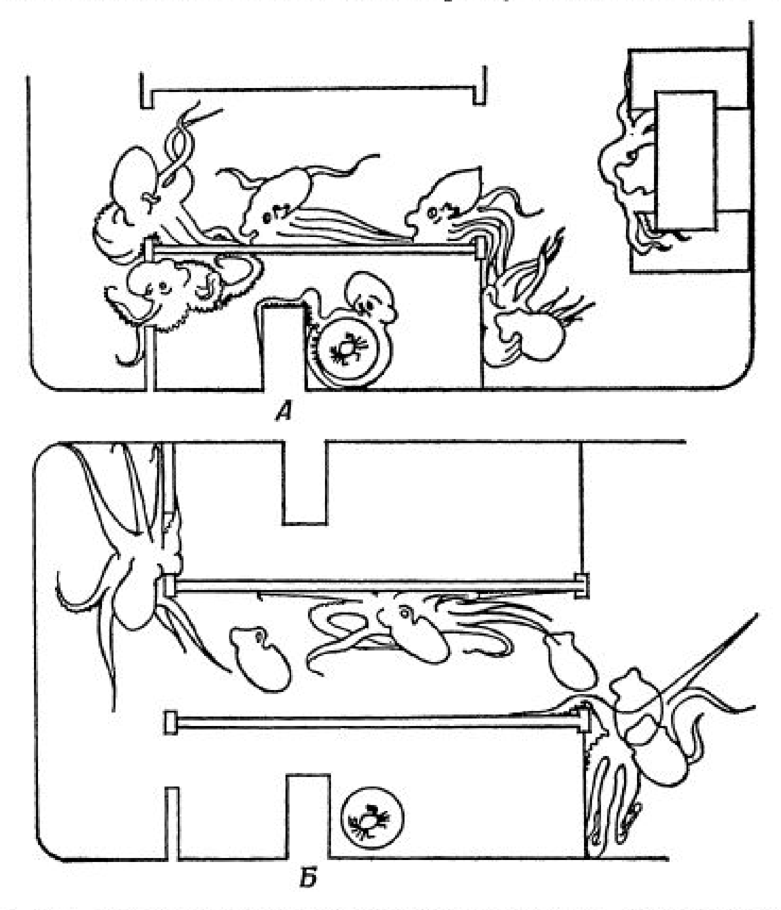
Сначала животных научили отличать крест от квадрата, а затем проверили их реакцию на ряд промежуточных фигур. На фигуры *1* и *2* раньше реагировали осьминоги, обученные выбирать крест, а на фигуры *26* и *27* — те, которые были обучены выбирать квадрат.

многократно менять значение раздражителей (т. е. подкреплять реакцию осьминога на предмет, движущийся то в одном, то в другом направлении), то в конце концов он начнет бросаться на любой движущийся предмет.

Выработанные навыки, во всяком случае зрительные, сохраняются у осьминогов долго, в течение многих недель.

Обход преграды. Зрение осьминогов исследовалось и другими способами. Например, Шиллер изучал способность осьминогов обходить преграду в поисках добычи. Он помещал краба в стеклянный сосуд, куда осьминог мог проникнуть только по коридору — повернув либо направо, либо налево. Краба помещали поочередно то справа, то слева. Осьминоги очень быстро научались добираться до краба, даже если какое-то время (до 1 мин) не видели его (фиг. 110).

Интересный эксперимент поставил Пьерон. Он показывал осьминогу краба, спущенного в бутылку при помощи нитки, привязанной к пробке, конец которой немного выступал из горлышка. Осьминог всегда вынимал пробку и вытягивал за нитку

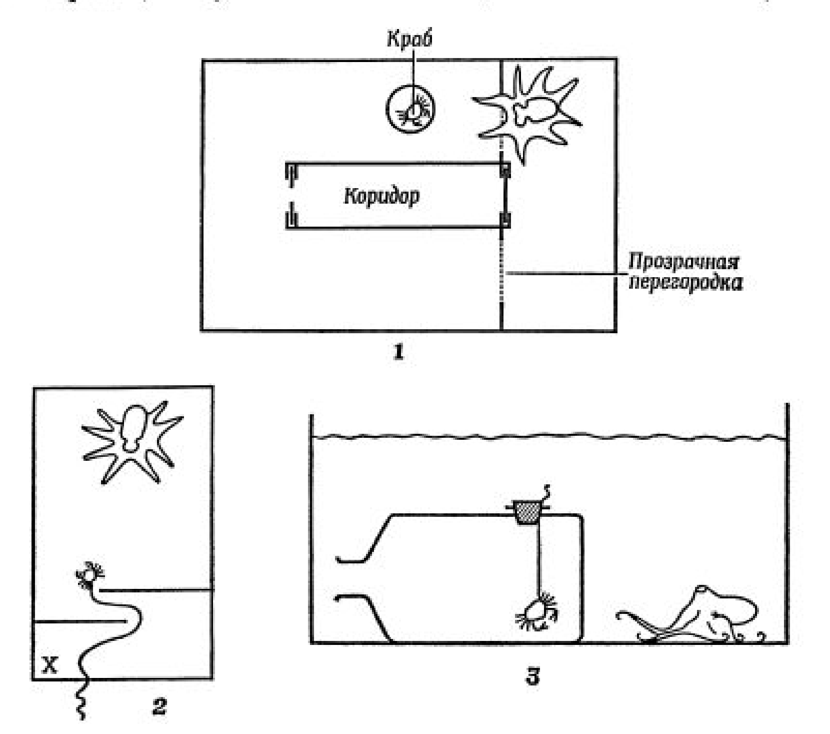


Фиг. 110. Путь осьминога в простом лабиринте к крабу, который помещен в прозрачный сосуд.

А — животное, впервые помещенное в лабиринт, около 15 с проводит у окошка, откуда виден краб, а затем входит в коридор; *Б* — осьминог, у которого закрыт правый глаз, поворачивает вначале совсем не туда, куда нужно, и лишь после этой неудачной попытки добирается до краба.

краба. На этом основании автор пришел к выводу, что осьминог откупоривает бутылку, для того чтобы достать краба; однако это не совсем так. Просто осьминог тянет за любой выступающий предмет (фиг. 111).

Многие авторы предлагали осьминогам раков-отшельников, на раковинах которых поселились актинии (*Calliactis* или *Adamsia*). Голодавшие несколько дней осьминоги элЕДОНЫ бросаются на этих крабов, получают ожог нематоцистами актинии и тут же



Фиг. 111. Обход преграды осьминогами.

1 — лабиринт Шеллера; животное видит краба, но может его схватить, только пройдя через коридор, дверца которого неплотно закрыта (задержка); *2* — лабиринт Бойкотта; животное может съесть краба только в отделении *X*, хотя видит его в другом отделении; *3* — лабиринт Пьерона; осьминог должен влезть в бутылку, чтобы схватить краба.

отступают. В конце концов они вообще перестают есть крабов, независимо от того, есть на них актинии или нет, и погибают от голода. Однако Поманти, возобновивший эти опыты, не получил однозначных результатов, а Бойкотту удалось показать, что реакция во многом зависит от вида актиний. Если это *Calliactis*, то осьминоги перестают нападать на раков-отшельников (Бойкотт работал с *Eupagurus*). Если же это *Adamsia*, то они все же съедают краба. Бойкотт провел также следующий опыт. Он помещал краба между двумя актиниями и показывал их осьминогу. Если осьминог хватал краба, то получал ожог. Однако постепенно осьминоги научались избегать щупалец актиний. Для этого они

осторожно протягивали свое щупальце, а один осьминог научился даже доставать краба сверху, взбираясь для этого на край аквариума.

Восприятие цвета. Что касается восприятия цвета осьминогами, то на этот счет пока не получено однозначных результатов. Так, по данным Гольдшмидта, осьминоги различают рычаги и металлические диски, выкрашенные в зеленый, желтый, голубой, красный и черный цвета. Однако в опытах Куна реакция избегания у *Octopus*, выработанная на пучок синего света, возникала и при действии желтого света. В отличие от этого Михайлову удалось наблюдать, что элЕДОНЫ, обученные реагировать на один цвет, совершенно не обращают внимания на другие. Таким образом, весьма возможно, что осьминоги различают цвета, но этот вопрос пока остается открытым.

Обучение с помощью осязания. На каждый квадратный сантиметр по краю присосок осьминога приходятся тысячи рецепторов. Прежде чем изучать роль осязания в обучении, у осьминогов выключают зрение, потеря которого, впрочем, компенсируется у них за счет светочувствительных клеток кожи. Через несколько дней после удаления глаз осьминог уже может хватать предметы и манипулировать с добычей. Он может научиться отвергать несъедобные предметы, а также предметы, более или менее похожие на них; сходство в данном случае определяется только благодаря осязанию.

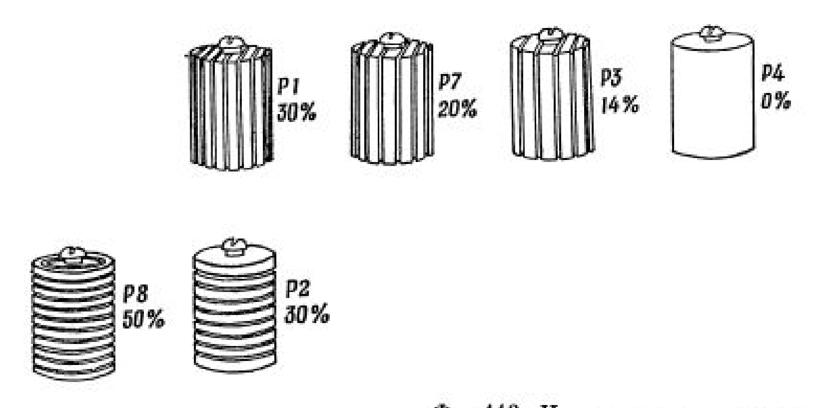
Эксперименты, в которых осьминогов обучают отвергать некоторые предметы, позволяют выявить одну особенность их поведения и нейрофизиологии. Прежде всего оказалось, что эта реакция вырабатывается быстрее при использовании электрического раздражения. Если сократить промежуток между пробами и при этом заставить осьминога хватать предмет всегда той рукой, которая получает электрическое раздражение, то оказывается, что другие руки будут продолжать хватать приманку, когда первая рука научилась ее не трогать. Если же промежутки между пробами достаточно велики, то все руки перестают хватать приманку одновременно. Этот вид обучения зависит от надглоточного отдела мозга; после его удаления данная реакция не вырабатывается. Вероятно, дело здесь в том, что тактильная система осьминога функционально разделена на 8 частей (по одной для каждой руки), и для того чтобы изменения, возникшие в одной из частей, распространились на другие через надглоточную систему, требуется некоторое время.

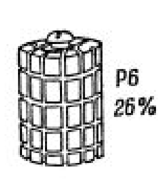
Осьминогам не удается отличить цилиндр с горизонтальными бороздками от цилиндра с вертикальными бороздками, а этот последний — от цилиндра с вертикальными и горизонтальными бороздками. Но в то же время они прекрасно отличают гладкий цилиндр от цилиндра с более или менее глубокими и узкими борозд-

ками. Различение, по-видимому, основано лишь на том, какая доля рецепторов на поверхности присосок возбуждается при контакте с цилиндром (фиг. 112, 113).

Осьминоги не могут различать предметы *по весу*, и это тем более удивительно, что обычно они очень точно приспосабливаются к весу предметов, которые хватают.

Мозг осьминогов. Бойкотт раздражал электрическим током мозг осьминога, и ему в известной мере удалось установить роль отдельных его долей. Так, педальная и паллиовисцеральная доли





Фиг. 112. Цилиндры из плексигласа для изучения осязания осьминогов.

Указана площадь борозд (в %) по отношению к полной поверхности. Осьминоги легко различают цилиндры P1, P7, P3 и P4 и очень плохо P8, P2 и P6, которые имеют почти то же соотношение площади борозд и выпуклых частей, но ориентированных по-разному.

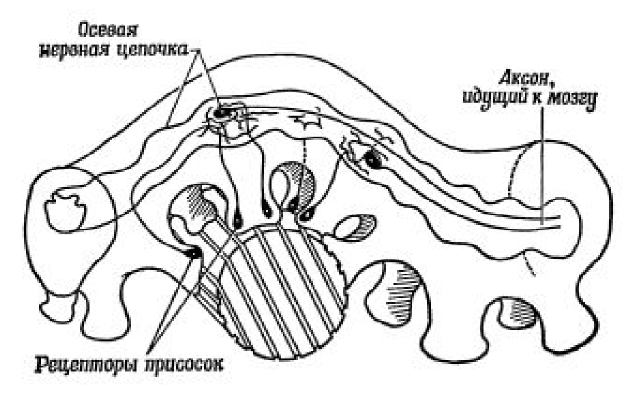
управляют расширением хроматофоров. Передняя базальная доля регулирует движения головного отдела и глаз, а также движения рук. Что касается зрительных долей, то их раздражение вызывает самые разнообразные движения. Оказалось, что это практически те же самые движения, которые возникают при раздражении близлежащей базальной доли.

Данные этих экспериментов дополнены результатами опытов с экстирпацией отдельных участков мозга. Одностороннее удаление переднелатеральной части базальной доли вызывает манежные движения (круговые движения в одном направлении) в противоположную сторону. После удаления буккальной доли осьминог перестает есть. Активность клеток зрительных долей каким-то образом связана с мышечным тонусом, так как при удалении всей подглоточной части мозга, за исключением зрительной доли, осьминог принимает ригидную позу; при этом он застывает с изо-

гнутыми и скрученными руками. Все эти данные позволяют сделать следующие выводы:

1) вертикальная, субвертикальная, базо-дорзальная, верхняя лобная и нижняя лобная доли не принимают участия в поддержании позы и координации движений;

2) зрительные доли связаны с поддержанием позы путем регуляции общего мышечного тонуса. Каждая доля прямо или косвенно контролирует расслабление мускулатуры «своей» стороны тела;



Фиг. 113. Схема руки осьминога, когда он ощупывает цилиндр с изрезанной бороздами поверхностью.

Реакция зависит от относительной величины гладкой поверхности, так как присоски в борозды не попадают. Вероятно, именно от числа возбужденных рецепторов осязания зависит различение (с известной степенью точности) гладких и шероховатых предметов.

3) передние и задние базальные доли управляют сложными движениями, такими, как ходьба, плавание, поворот и схватывание добычи, однако многие рефлекторные реакции могут выполняться и без их участия;

4) подглоточная часть мозга может управлять некоторыми простыми рефлекторными актами, но не такими, для которых требуется координация более чем одного набора эффекторов.

Повреждения мозга и обучение. У осьминога имеются две независимые системы обучения. Зрительные, верхняя лобная и вертикальная доли связаны с механизмами зрительного узнавания, тогда как система нижней лобной, субфронтальной и вертикальной долей связана с обучением на основе осязания. Повреждение зрительной системы не влияет на тактильное обучение, а повреждение тактильной системы не влияет на обучение при помощи зрения. Однако повреждения вертикальной доли замедляют как зрительное, так и тактильное различение.

Структура нижней медиофронтальной и верхней лобной долей близка к структуре субфронтальной и вертикальной долей, но

функции их весьма различны. После удаления верхней фронтальной и вертикальной долей осьминог еще может научиться при помощи зрения узнавать предметы, тогда как обучение на основе осязания становится невозможным после удаления нижней медиофронтальной и субфронтальной долей.

Что касается вертикальной доли, то, по данным современных исследований, ее основная функция состоит в хранении следов памяти. Действительно, после удаления вертикальной доли животные частично забывают предшествующий опыт и должны переучиваться. Без нее, по-видимому, невозможно также обобщение одних и тех же раздражителей, действующих на разные рецепторы, например изображений одного и того же предмета, падающих на разные участки сетчатки. Существует гипотеза, согласно которой зрительные импульсы поступают в зрительную долю через вертикальную долю. На обучение на основе осязания зрительная доля не влияет.

Общая характеристика обучения у осьминогов. Как доказал Уэллс, осьминоги могут научиться различать большое число различных зрительных, тактильных и химических раздражителей, но в некоторых ситуациях способность к различению оказывается у них, как это ни странно, ничтожной или совсем отсутствует. Например, они не умеют различать с помощью осязания даже очень разные по форме предметы, но легко распознают предметы по неровностям поверхности. Осьминоги не могут оценивать вес, а когда им приходится огибать препятствия, для того чтобы схватить краба, они используют, как легко убедиться, только зрительные ориентиры и совершенно пренебрегают поступающей через щупальца тактильной информацией, хотя непрерывно ощупывают стены. Если у них удаляют один глаз, то они не способны восполнить этот недостаток с помощью осязания, и ошибки со стороны интактного глаза продолжаются бесконечно. Уэллс полагает, что детали проприоцептивной информации у этих животных никогда не достигают мозга потому, что их мягкие оболочки, и особенно конечности, все время деформируются и изменяются в зависимости от бесчисленных воздействий извне. Для того чтобы переработать всю эту информацию, нужно было бы иметь огромный мозг. Такая интеграция может осуществляться только у животных с внутренним или внешним скелетом — у позвоночных или членистоногих, у которых число возможных движений конечностей очень ограничено. В отсутствие же скелета конечности должны до некоторой степени сохранять автономность, и мозг перерабатывает только зрительную информацию. Уэллс сравнивает осьминога с человеком, который управляет мотоциклом только при помощи зрения, не получая в сущности никакой другой информации о работе двигателя. Если мотоцикл ломается, то человек нажимает на рычаги в надежде, что все наладится, а если и это не помогает, то ему приходится все разбирать, чтобы выяснить в чем дело. Совсем поиному обстоит дело с конечностями, над которыми человек осуществляет не только сенсорный, но и двигательный контроль. Совершенно ясно, что гибкое животное, подобное осьминогу, не может обучаться тем же способом, что и животное, имеющее жесткий скелет.

Что же касается зрительного различения, то в этом отношении осьминог, по данным Мак-Интоша, почти не отличается от крысы. У животных обоих видов отмечено предпочтение некоторых раздражителей. Далее, если, например, крыс обучают различать фигуры только по форме (группа I) или только по размеру (группа II), а затем предъявляют крысам первой группы вторую задачу, то оказывается, что они не только хорошо обучились различать предметы по форме, но и запомнили кое-что об их размерах. То же самое относится и к осьминогам. Если у крыс уже был прочно выработан навык различения, скажем, по яркости, то переделка этого навыка, как это ни парадоксально, произойдет у них быстрее, чем у крыс, у которых он еще не выработан. Мак-Интош объясняет это тем, что при переделке навыка крыса должна фиксировать свое внимание на тех же раздражителях, что и при начальном обучении, только реагировать на них ей приходится по-другому. Это недостаточно хорошо удается обученным животным, которые плохо помнят раздражитель и потому в конечном счете добиваются худших результатов. И опять-таки то же самое наблюдается у осьминогов.

Мак-Интош провел такой опыт. Он разделял осьминогов на три группы. Животных первой группы обучали различать последовательно предъявляемые черные и белые треугольники, причем тренировка была недолгой, и навык вскоре «переделывали». В этом случае различение оказалось плохим. Во второй группе вырабатывали навык различения одновременно предъявляемых раздражителей разной яркости, причем период тренировки был длительным. Оказалось, что в этом случае переделка произошла быстро. У животных третьей группы вырабатывали навык последовательного различения в присутствии посторонних раздражителей. В этом случае, как и при различении одновременно предъявляемых раздражителей, переделка происходит быстрее у хорошо обученных животных. Эти опыты убедительно доказывают, что «перетренировка» помогает животному игнорировать посторонние раздражители, как это уже указывалось выше. И наконец, осьминоги, как и крысы, достигают значительных успехов при серийном обучении. Это тем более поразительно, что, по данным Сазерленда, рыбам это не свойственно, хотя они и отличаются более высоким уровнем организации, чем осьминоги.

Трудно допустить, пишет Мак-Интош, чтобы в мозгу крысы и в мозгу осьминога существовали очень уж сходные механизмы.

Однако не исключено, что одно и то же поведение может реализоваться за счет разных механизмов. Так, при разной частоте подкрепления двух альтернативных реакций рыба, человек и обезьяна реагируют пропорционально подкреплению. Крыса же выбирает только тот раздражитель, который подкрепляется чаще, а второй полностью игнорирует (Биттерман с сотр., 1958).

«Дома» осьминогов. Осьминоги со своей привычкой перетаскивать камни и другие предметы строят настоящие «дома», которые Кусто наблюдал в районе острова Поркерол. Из небольших камней осьминоги сооружают стены, на которые сверху кладется большой камень (массой до 10 кг). Под ним скрывается осьминог, выставив наружу одно из щупалец. Завидев какого-нибудь нежелательного гостя, он нагребает щупальцем кучу мелких осколков, всегда имеющихся поблизости, и засыпает вход (Фишер, 1939).

Чернильные бомбы. По данным Уотермена, осьминоги активно используют чернильную бомбу как настоящий экран. Они могут прятаться за ним, а могут и оставаться рядом, сами маскируясь под облако, и т. д. Все это средства запугать врага, действующие почти безотказно.

НЕОБЩЕСТВЕННЫЕ ЧЛЕНИСТОНОГИЕ И НАСЕКОМЫЕ

Членистоногие — это самая обширная группа животных, причем подавляющее большинство из них — насекомые. Известно около миллиона видов насекомых, что составляет около $^4/_5$ всех видов животных, и это, вероятно, всего лишь половина, а то и треть всех насекомых, которые на самом деле обитают на Земле.

На членистоногих, в частности на насекомых, выполнено множество разнообразных исследований, поскольку, какая бы проблема ни возникла перед специалистами, всегда удается подобрать вид с нужными свойствами; при этом их содержание в лаборатории не составляет большого труда и почти не требует затрат. В этой книге невозможно дать глубокий анализ поведения насекомых; такая задача оказалась бы невыполнимой, даже если бы мы всю книгу посвятили только этому вопросу. Поэтому я вынужден буду ограничиться лишь несколькими примерами и обобщениями.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Устройство их у насекомых чрезвычайно разнообразно, но можно выделить следующие основные черты.

Зрение. Глаз состоит обычно из фасеток, число которых варьирует от нескольких единиц до многих тысяч. Для оптической системы членистоногих характерна миопия и астигматизм; их глаз не приспособлен к цельному восприятию форм, что обусловливает характерное для членистоногих предпочтение фигур с сильно

изрезанными краями. Зато глаз насекомых гораздо чувствительнее к движению, чем глаз позвоночных. Он воспринимает смену изображений как мелькание при в сотни раз большей частоте, чем человек (так что мухе наши кинофильмы показались бы неподвижными). Насекомые (за исключением некоторых бабочек) не воспринимают красного цвета и путают зеленый цвет с желтым и синим. Главное отличие зрения насекомых от зрения позвоночных состоит в том, что многие насекомые могут воспринимать ультрафиолетовое излучение как особый цвет, что полностью меняет их восприятие мира. Другое их существенное отличие состоит в способности воспринимать поляризованный свет.

Слух насекомых также отличается некоторыми особенностями. Наряду со слухом в нашем, человеческом понимании у них существует восприятие колебаний вообще, которое постепенно переходит в слух. Органы слуха и восприятия колебаний у насекомых очень многочисленны и разнообразны. Некоторые из них представляют собой просто щетинку, в основании которой находится чувствительная клетка. Именно благодаря этим органам даже совершенно глухие насекомые тем не менее оказываются способными к восприятию резонансных колебаний почвы, возникающих при действии звука. По данным Аутрума, это приспособление обладает поразительно высокой чувствительностью; некоторые кузнечики могут с его помощью воспринимать колебания, амплитуда которых не превышает радиуса атома водорода. Многие насекомые, особенно прямокрылые, в отличие от человека (но не собаки) способны воспринимать ультразвуки с частотой до 70 000 двойных колебаний в секунду.

Хеморецепция (у насекомых довольно трудно отделить обоняние от вкуса) также в достаточной степени отличается от нашей. Это касается как строения рецепторов (которые часто представляют собой простые щетинки), так и их чувствительности (у насекомых она гораздо выше, чем у человека). Так, органы вкуса на лапках бабочек неизмеримо более чувствительны к сахару, чем вкусовые рецепторы, расположенные на языке человека. В основном же насекомые воспринимают те же вкусовые категории, что и человек: соленое, сладкое, горькое, кислое. Запахи, также воспринимаемые с помощью хеморецептивных щетинок, улавливаются даже при чрезвычайно малой концентрации вещества, что, впрочем, составляет общую особенность обоняния. Известно, например, что самцы некоторых ночных бабочек обнаруживают самок на расстоянии 11 км. Подсчитано, что концентрация молекул пахучего вещества в шаровом сегменте с радиусом основания 11 км не превышает одной молекулы на кубический метр! Вещества, которыми насекомые метят свой «дом» (бабочки — определенные деревья, божьи коровки — камни, листья), также могут восприниматься на огромных расстояниях и спустя довольно долгое время.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Отличия от нервной системы позвоночных. Этот вопрос подробно освещается в работе Ваулса (1961). Нервная клетка насекомых настолько мала, что ядро заполняет ее почти целиком. Тела всех клеток лежат в периферической части. У них нет дендритов, а есть лишь короткий аксон, образующий две-три ветви. Таким образом, нервная интеграция осуществляется только за счет аксо-аксонных, а не аксо-дендритных связей, как у позвоночных. Ваулс полагает, что именно поэтому способность к интеграции у насекомых так слабо развита, тем более что аксоны ветвятся незначительно, их ветви короче, а рецептивные поля меньше, чем у позвоночных.

Кроме того, по нервным волокнам членистоногих (в том числе по гигантским аксонам) возбуждение проводится почти в 10 раз медленнее, чем у позвоночных, что создает «загруженность» сети и препятствует некоторым сложным взаимодействиям. В то же время размеры нейронов у насекомых гораздо меньше, чем у позвоночных, как будто природа хотела компенсировать проигрыш в скорости проведения за счет увеличения числа нервных клеток в равном объеме.

Для органов чувств насекомых характерна относительная простота организации. Органы чувств очень многочисленны и почти всегда имеют форму волосков, устроенных довольно несложно. У мухи *Phormia*, например, хеморецепторные волоски связаны с чувствительными клетками только двух типов. Одни реагируют на сладкое, другие — на кислое. Выпрямление хоботка — характерная реакция на сладкое — регулируется соотношением числа возбужденных клеток этих двух типов. Глаз насекомых устроен более сложно, однако организация сетчатки достаточно проста, а сложные связи появляются только на уровне зрительного ганглия. Как уже упоминалось, глаз насекомых гораздо лучше приспособлен к восприятию движения, чем к восприятию формы. Хассенштейн показал, что для восприятия формы достаточно координированного возбуждения двух-трех омматидиев. Орган слуха устроен еще более сложно. У стрекочущих насекомых этот орган улавливает изменения амплитуды звукового сигнала, имеющего постоянную частоту.

Двигательный аппарат. Рассмотрим, как поддерживается мышечное напряжение и как оно изменяется в зависимости от ситуации. У позвоночных с одним мотонейроном связано обычно несколько мышечных волокон. Если мышцы выполняют очень точные движения (например, наружные мышцы глаза), то на каждый мотонейрон приходится лишь два-три волокна. В случае же мышц, выполняющих движения, не требующие большой точности (например, бицепсы), каждый мотонейрон связан приблизи-

тельно с 150 волокнами. Регуляция мышечного сокращения и тонуса зависит от числа возбужденных мотонейронов, активность которых контролируется по принципу обратной связи сигналами от проприоцепторов. У *насекомых* мотонейронов и волокон мало, но, несмотря на это, двигательные функции регулируются у них с большой точностью. Это обеспечивается тем, что каждый мотонейрон контролирует почти все мышечные волокна, а каждое мышечное волокно связано со многими мотонейронами. Общая мышечная активность определяется средней активностью мотонейронов, которые не идентичны по своим свойствам: одни из них вызывают быстрые, а другие более медленные, тонические сокращения. В этом состоит одно из отличий нервно-мышечной системы насекомых от таковой позвоночных, у которых не нейроны, а мышцы делятся на быстрые и медленные. У насекомых имеются также тормозные волокна, которые могут подавлять действие других мотонейронов. Интеграция всех этих процессов осуществляется у насекомых в самой мышце, т. е. на периферии, тогда как у позвоночных она происходит в нервных центрах. Регуляция степени сокращения осуществляется с помощью проприоцепторов, расположенных не в самих мышцах, а в хитине. Они сигнализируют о степени сокращения, но этот сигнал, по-видимому, поступает не в центральную нервную систему, как у позвоночных, а прямо на мышцы.

Координация активности сенсорной и двигательной систем также, видимо, осуществляется на периферии. Многие насекомые, например, могут продолжать откладывать яйца даже после отделения брюшка от грудного отдела. Координация движений каждой ножки, необходимая для нормальной ходьбы, также осуществляется в пределах соответствующего грудного сегмента. Каждая ножка реагирует практически только на раздражение хитина в непосредственной близости от нее; этим можно объяснить тот факт, что насекомые почти немедленно приспосабливаются к ампутации одной или нескольких конечностей. Сказанное справедливо и для движений, связанных с чисткой антенн; эти движения, как показал Хьюбер, могут продолжаться после разрушения мозга. Каждая лапка движется в зависимости от своей предшествующей активности, и движение одной не может непосредственно влиять на движение другой.

Таким образом, нервно-мышечная система насекомых, несомненно, более проста, чем у позвоночных, а главное, устроена совершенно по-другому, и сходные результаты достигаются здесь иными путями. Если зрительные клетки млекопитающих могут в некоторых случаях реагировать на квант света, то самцы шелковичного червя, по подсчетам школы Бьютенандта, чувствительны к нескольким молекулам вещества, от которого зависит запах самки. Число нейронов в нервных центрах насекомых очень

мало. Этот недостаток, связанный с малыми размерами насекомых, удается преодолеть лишь общественным насекомым. В этом случае субстратом для поразительно сложного поведения (у пчел, муравьев, термитов) служит «объединенный» мозг множества насекомых.

ВНЕШНИЕ РАЗДРАЖЕНИЯ И НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Факты, описанные в работе Вейс-Фо (1964) и Вирсма (1962), интересны и важны не только для понимания поведения насекомых, но и для понимания работы нервной системы вообще и заставляют нас пересмотреть некоторые привычные представления в этой области. Например, большинству биологов казалось очевидным, что элементарной функциональной единицей нервной системы служит простая рефлекторная дуга. Однако данные, полученные Вейс-Фо, привели его к заключению, что это не так.

Вейс-Фо провел очень тщательные исследования полета саранчи. Можно было ожидать, что полет саранчи представляет собой типичную цепь рефлексов, поскольку в отличие от ножек крылья саранчи производят лишь простые однотипные движения. Их частота и амплитуда довольно постоянны и не зависят от колебаний температуры. Предполагалось, что в основе механизма этих движений лежит достаточно простая рефлекторная дуга и проприоцептивная обратная связь. Однако на самом деле оказалось, что главный механизм контроля находится в самой нервной системе. Этот «осциллятор», расположенный в грудных ганглиях, продолжает ритмически разряжаться даже после полной деафферентации, но частота импульсов снижается по мере увеличения степени деафферентации.

Для поддержания постоянной частоты разрядов нужны нефазические раздражения извне, например раздражения, поступающие от чувствительных волосков, воспринимающих силу ветра, от головной капсулы и т. д. В некоторых случаях, когда частота падает особенно низко, удается обнаружить только один нейрон, еще продолжающий ритмически разряжаться. Если начнут поступать какие-нибудь дополнительные афферентные импульсы, то возникнут разряды еще одного нейрона, затем другого, третьего и т. д., причем эти разряды тут же будут синхронизироваться.

Как показали Геттруп и Уилсон (1963), поток импульсов из рецепторов растяжения большую часть времени остается, по-видимому, неиспользованным.

Такие рецепторы, расположенные в основании каждого крыла, реагируют на его перемещения. Они представляют собой V-образный соединительнотканный тяж, расположенный между грудной кутикулой и основанием крыла. В одной из ветвей находятся сами рецепторы растяжения, а во второй — 20 чувствительных сенсилл типа сколопидиев. Когда крыло опускается и напряжение соединительной ткани изменяется, сколопидии возбуждаются; однако их удаление никак не сказывается на полете. Когда крыло поднимается, в рецепторах растяжения, расположенных на первой ветви соединительнотканного тяжа, возникает 2...3 зàлпа импульсов. Геттруп показал, что если изолированный рецептор растяжения раздражать синусоидальным током разной частоты и амплитуды, то он будет продолжать разряжаться с удивительной регулярностью. Наконец, рецепторы третьего типа — проприоцептивные щетинки (tegulae) — также не являются необходимыми для осуществления движений. Добавим, что на нижней поверхности крыла расположены еще многочисленные колоколовидные сенсиллы, которые дают разряды, когда крыло опускается. При их разрушении саранча частично или полностью утрачивает способность взлетать (Геттруп и Уилсон, 1964).

Импульсы от рецепторов растяжения не совпадают по фазе с появлением пиковых потенциалов в мышцах крыла, но часто возникают после появления импульсов в мышцах основания крыла. На этом основании еще нельзя утверждать, что между ними нет совсем никакой связи; ясно лишь, что эта связь не обязательна.

Такие слабые и необязательные связи характерны и для плавательных конечностей рака, и для его сердечных ганглиев, а также для последних ганглиев самцов богомола, которые посылают ритмические разряды к половым органам. То же самое должно быть справедливо и для позвоночных, иначе было бы непонятно, как может ходить мышь или плавать жаба, у которой перерезаны все спинальные корешки, кроме одного, причем оставшийся корешок может и не иметь отношения к двигательному аппарату. Все это свидетельствует о том, что для некоторых видов координированной активности центральной нервной системы достаточно поступления *минимальной афферентации любого характера*, причем не обязательно ритмической. Бернс и его сотрудники считают, например, что у кошки нет дыхательного центра, а есть группа клеток, дающих спонтанные разряды; одни из этих клеток контролируют выдох, а другие — вдох. Для поддержания ритмической активности этой системы также достаточно любых неритмических раздражений. Наконец, у сверчка (по данным Хьюбера) и у курицы (по данным Хольста и Сен-Поль) в мозгу имеются обширные зоны, тормозящие, возбуждающие или регулирующие некоторые виды стереотипных движений в зависимости от уровня возбуждения организма в целом, а не какой-то его части.

РЕЦИПРОКНОЕ ТОРМОЖЕНИЕ

Как показал Джонсон, партеногенетические самки тли *Aphis fabae*, посаженные на лист, перестают ползать тем скорее, чем дольше они перед тем летали. По наблюдениям Блеста (1960),

это характерно не только для тли, но и для многих других насекомых. Ходьба или полет обычно снижают порог других видов активности, например пищевой (у мух *Lucilia* и пчел) или половой (у ночных бабочек).

Осуществляется ли связь столь разных типов активности на уровне центров или на периферии? На этот счет было предложено много гипотез. Предполагали, например, что полет оказывает такое же физиологическое воздействие на акивность питания, как и голодание. Чем полет дольше, тем полнее организм расходует резервы и, следовательно, тем ниже должен упасть порог пищевой реакции. Однако у тли тенденция останавливаться проявляется даже после очень кратковременного полета (около 20 с), но столь короткую фазу активности нельзя сравнивать с голодовкой. С другой стороны, Блест показал, что сложное балансирование, характерное для *Automeris illustris* после полета, осуществляется и после деафферентации. Так появилась гипотеза о *центральном* механизме описываемого явления: именно *длительность* периода, в течение которого центральные механизмы управляют полетом, регулирует последующие фазы поведения. Кеннеди и Бут считают, что чередование этих двух форм поведения регулируется центральной нервной системой, причем полет и следующая за ним фаза неподвижности не зависят друг от друга непосредственно. Обе эти формы поведения регулируются «антагонистическими тормозными влияниями» со стороны центров.

Как полагает Эллис (1963), движение, по крайней мере у саранчи, представляет собой сложный процесс, в основе которого лежит взаимодействие многочисленных центральных и периферических механизмов. Она выделяет следующие его виды: случайное продвижение с частыми изменениями направления (pottering), собственно продвижение, направление которого более постоянно, и боковые наклоны туловища (basking). Передвижение можно вызвать повышением температуры или внезапным увеличением освещенности. Боковые наклоны зависят от тепла, излучаемого стенами и почвой, их уменьшают потоки воздуха. Наконец, потребление пищи подвержено нерегулярным колебаниям, мало связанным с температурой. Оно усиливается каждые полчаса или, в некоторых случаях, каждые три часа. Пока еще не известно, какова связь между приемом пищи и разными типами перемещений и существует ли в данном случае реципрокное торможение, будь то центральное или периферическое.

ПЕРЕРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ

Возникает вопрос, как мозг членистоногих перерабатывает информацию? До сих пор думали, что анализ и интеграция происходят постепенно, переходя с низших уровней на высшие.

Однако, по данным Вирсма, все происходит по-иному, причем не только у членистоногих, но и у позвоночных. Во всяком случае, в центральной нервной системе членистоногих на всех уровнях интеграции существуют, вероятно, замкнутые цепи нейронов. Здесь найдены фиксированные рефлекторные пути, связанные с определенными стереотипными движениями, на которые может влиять импульсация как от рецепторов, так и из высших отделов. Афферентная импульсация одновременно поступает как в высшие центры, так и на другие уровни нервной системы. За этот счет некоторые движения осуществляются гораздо быстрее, чем если бы они предварительно проходили все этапы интеграции. Это касается, например, движений при бегстве. Реакции этого типа находятся под контролем высших отделов; идущие от этих отделов волокна, как возбуждающие, так и тормозные, могут передавать только два типа приказов — возбуждение или торможение, без тонкого приспособления к внешним условиям. Величина ответа определяется сенсорной информацией, поступающей в соответствующий отдел центральной нервной системы. Такие автономные рефлекторные системы, управляющие сложными движениями, есть также у позвоночных, моллюсков и амфибий.

МЫШЦЫ

Механизмы нервно-мышечной передачи интенсивно изучались в лаборатории Хойла (1955—1960) на мышцах саранчи *Locusta* и таракана *Periplaneta*. Как у насекомых, так и у позвоночных потенциал покоя мембраны составляет от 50 до 100 мВ. Всякое возбуждение вызывает временное снижение этого потенциала, ограниченное областью нервных окончаний; при этом возникает электрический ток, который проходит через эту область. У позвоночных на каждое волокно приходится только одно нервное окончание и концевая пластинка невелика. У членистоногих же на каждое волокно приходится по нескольку нервных окончаний и концевая пластинка имеет довольно большую поверхность. Приход возбуждения к нервным окончаниям вызывает распространение потенциала действия, способного вызвать сокращение мышечного волокна. Но если в мышце позвоночных возможен лишь один вид возбуждения, то у членистоногих благодаря многочисленности нервных окончаний в каждом отдельном волокне создаются условия для развития градуального эффекта, что вообще характерно для «медленных систем». «Медленный» нерв дает небольшие токи, которые избирательно возбуждают фибриллы и хоть и в малой степени, но облегчают распространение возбуждения, способствуя суммации. Это приводит к увеличению амплитуды сокращений при повторяющихся воздействиях. Для «быстрых» нервов

характерны гораздо более сильные токи, которые возбуждают гораздо больше фибрилл. Важное отличие от позвоночных состоит в степени увеличения напряжения мышцы при последовательных возбуждениях. У насекомых, а также, несомненно, и у ракообразных одиночного раздражения еще недостаточно, чтобы вызвать максимальное сокращение мышцы. У саранчи «быстрые» волокна используются, видимо, только для быстрых сокращений при прыжке, «медленные» же волокна действуют во всех остальных случаях. Для поддержания тонического сокращения у саранчи должен осуществляться контроль частоты разрядов; однако используемый для этого механизм не известен (Хойл, 1955).

Очень важное наблюдение было сделано в 1960 году Воскресенской и Свидерским. До тех пор считали, что частота разрядов нерва слишком мала, для того чтобы служить физиологической основой таких быстрых колебаний крыльев, как, например, у цикад, а в особенности у мокрецов (*Forcipomyia*), крылья которых делают до 1000 взмахов в секунду. Это представление появилось как следствие опытов Прингла на изолированном препарате крыла; частота разрядов в нерве в этом случае была столь незначительной, что казалось, не могла обеспечить колебания. Использовав интактное насекомое, Воскресенская и Свидерский записали импульсацию нерва с частотой до 180 разрядов в 1 с; при каждом раздражении в нерве возникал залп импульсов.

Мышцы насекомых значительно отличаются от мышц позвоночных по концентрации ионов K и Mg. Они имеют много общего с мышцами ракообразных, например по электровозбудимости мышечных волокон. Но это сходство не следует преувеличивать; в частности, Серф, Грундфест, Хойл и Мак-Канер (1959) показали, что синапсы *Romelea* отвечают на фармакологические воздействия иначе, чем синапсы омара.

ЛОКОМОЦИЯ И СТРЕКОТАНИЕ

Глоточный ганглий не только управляет активностью нервной цепочки во время движений, но, кроме того, способен хранить накопленную энергию, поскольку после его удаления порог многих двигательных реакций снижается. Что касается направления движения и поддержания определенного положения тела, то они контролируются мозгом. Для осуществления копуляции необходим последний грудной ганглий со всеми его связями. После удаления подглоточного ганглия самцы не теряют способности к копуляции, так как механизм, управляющий переносом сперматофора, находится в последнем брюшном ганглии. В отличие от этого стрекотанием управляет система соподчиненных нервных центров, последний из которых — второй брюшной ганглий. Он

реагирует только после возбуждения высших отделов протоцеребрума, которые контролируют пение и его специфическую направленность. Раздражая центральное и грибовидные тела, можно вызвать песню соперничества, ухаживания и призыва. Исследования такого рода проводились Хьюбером. Опубликованная им в Zeitschrift für vergleichende Physiologie статья, обобщающая результаты этих работ, несомненно, является крупным событием для зоопсихологов. Вживляя сверчкам *Gryllus campestris* и *Gryllus domesticus* тонкие металлические электроды, он раздражал или разрушал (путем электрокоагуляции) небольшие участки мозга. Таким способом он установил, что если в мозге действительно есть нейроны, регулирующие длительность и интенсивность ходьбы и движение антенн и щупиков, то они не сконцентрированы в каких-то определенных центрах. Действительно, эти реакции могут быть вызваны, хотя и с другими латентными периодами, при введении электродов в дорзальную область мозга вне грибовидных тел или в дорзолатеральную между центральным телом и дейтоцеребрумом. Однако характер реакции при этом меняется (она может начинаться нормальными движениями, сопровождающими обычно поиски пищи, а кончаться быстрым и «неестественным» бегством). Из этого, несомненно, можно заключить, что грибовидные тела должны участвовать в организации ориентировочных движений. Но, как впервые показал Хьюбер, в них имеются и нейроны, тормозящие локомоцию. Так, если коагуляция небольших участков мозга не влияет на локомоцию, то аналогичное повреждение грибовидных тел вызывает усиление интенсивности ходьбы и прыжков. Напротив, разрушение центрального тела приводит к ее ослаблению. Таким образом, мозг контролирует локомоцию с помощью двух систем — тормозной и активирующей, расположенных в разных его отделах.

Раздражение латеральных областей мозга вызывает изменения направления локомоции, а раздражение медиальной части — многократные изменения направления. Каждая половина мозга, видимо, содержит зоны для ипсилатерального и контралатерального изменения направления; из них по неизвестным еще путям в каждую половину грудного отдела передается команда о повороте.

Однако наиболее успешными были опыты Хьюбера по выяснению роли мозга в *пении* сверчка. Он показал, что контроль пения осуществляется тремя системами: грибовидными телами и центральным телом протоцеребрума и вторым грудным ганглием. Мозг связан с этим ганглием волокнами, которые управляют стрекотанием, причем для этого достаточно волокон одной стороны. При раздражении нейронов грибовидных тел или афферентного пути появляется нормальная песня и так называемая песня соперничества. Раздражение чашечки или клеточных масс грибо-

видных тел чаще прекращает песню. Удаление одного из грибовидных тел не влияет на стрекотание, так как они не зависят друг от друга, хотя их активность и должна быть синхронизирована. Эта синхронизация производится одновременным раздражением органов чувств одной или обеих сторон. При этом не происходит контралатерального торможения грибовидных тел в отличие от того, что имеет место при регуляции локомоции. Стрекотание можно вызвать или затормозить, раздражая глаз, антенны, церки, тимпанальные органы, а также рецепторы, находящиеся на копулятивных органах. Именно взаимодействие всей этой афферентации в нервных центрах определяет тип песни, ее начало и конец. Кроме того, грибовидные тела ответственны за координацию двигательной системы во время драк и ухаживания.

Электрическое раздражение центрального тела вызывает типичную песню сверчка, а после его удаления стрекотание становится невозможным. Следовательно, импульсация проводится через центральное тело, нейроны которого участвуют в переводе приказа о «типе песни» в возбуждение определенных групп мышц. Что касается грудного ганглия, то его роль заключается в контроле и синхронизации активности стридуляционных мышц каждой стороны сегмента. Если изолировать его от мозга, то можно лишь на короткое время вызвать очень неясное стрекотание. Раздражение сегментарных органов чувств или локальное электрическое раздражение ганглия вызывает появление нетипичных песен. Это убедительно свидетельствует о том, что врожденной «темы» песни не существует. Несомненно, мозг определяет размер и ритм песни, прежде всего через систему вставочных нейронов, которые распределяют импульсацию между нейронами обеих сторон. Медиальная перерезка ганглия нарушает эту координацию, а тем самым и стрекотание. Контроль, видимо, осуществляется только в одном направлении — от мозга к грудному ганглию. Органы чувств, возбужденные песней, посылают свои импульсы, которые регулируют положение надкрылья и ножки, но не ритм стрекотания. Функция грибовидных тел у саранчи *Gomphocerus rufus* та же, что и у сверчков (Хьюбер, 1955).

ВОЗВРАЩЕНИЕ К СВОЕМУ МЕСТООБИТАНИЮ

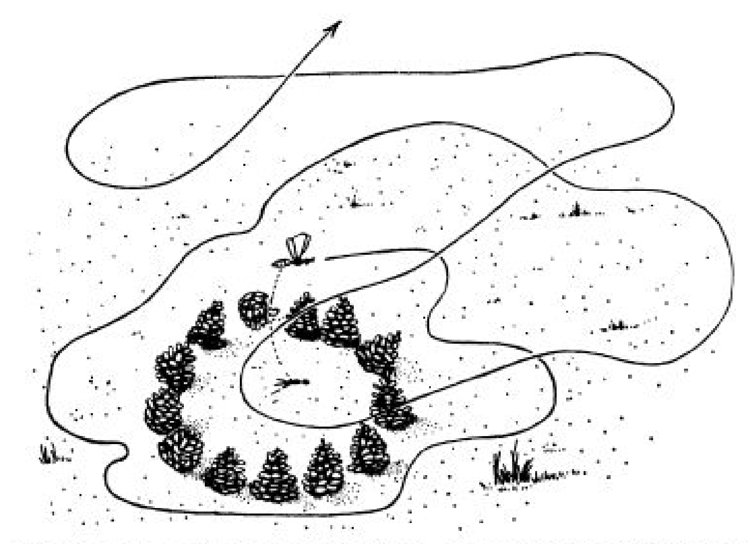
Многие членистоногие обладают способностью с помощью сложных ориентиров точно находить какое-то определенное место. По данным Пуковского (1933), это характерно для манящего краба *Uca pugnax*, для омара *Palinurus* и для жуков рода *Necrophorus*. Необщественные бабочки-шелкопряды *Heliconius charitonia* на ночь всегда слетаются в одно и то же место. Подобные сборища на время сна известны и у насекомых других видов, например у перепончатокрылых рода *Halictus*.

Наиболее развитая способность к ориентации наблюдается, несомненно, у перепончатокрылых, особенно у общественных, но об этом будет сказано ниже. Очень хорошо ориентируются и одиночные дорожные осы из группы Psamnocharidae, а также пауки-охотники. Весьма интересны опыты по изучению ориентации, проведенные в 1938 году Тинбергеном и Крюитом, а позднее ван Бьюзекомом (1948) на осах *Philanthus*; этих ос называют «пчелиными волками», так как они охотятся на пчел и выкармливают ими своих личинок. Изменив обстановку вблизи норы, можно наблюдать реакцию насекомого; для этого достаточно переместить камни, ветки и еловые шишки. Удалось показать, что *Philanthus* предпочитает использовать в качестве ориентиров плоские предметы с изрезанными краями, но объемные предпочитает плоским. Отмечено также, что сначала *Philanthus* ориентируется по более удаленным от норы предметам. Когда оса отправляется на охоту после некоторого перерыва, вызванного, например, плохой погодой, основную роль в ориентации при возвращении домой играют предметы, замеченные при первом же полете. У насекомых, а по данным Хеба и у млекопитающих (так что речь здесь, видимо, идет о каком-то общем принципе), запоминание места представляет собой реакцию на совокупность признаков, и лишь через некоторое время животное запоминает также детали обстановки.

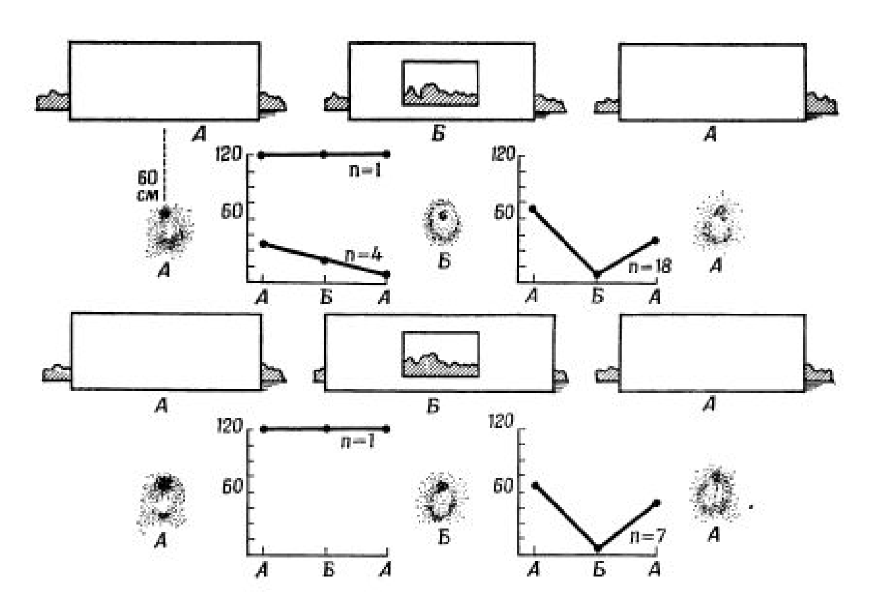
Наиболее полно «гештальтизация» (см. примечание на стр. 291) восприятия ос была изучена ван Бьюзекомом (1948). По-разному размещая около норы сосновые шишки и наблюдая поведение ос, он показал, что главным ориентиром служит их общее расположение и что если оно остается неизменным, то допустимы весьма значительные изменения деталей. Тинберген также отметил, что если слишком сильно изменить расположение сосновых шишек, то оса выбирает совершенно новые ориентиры, не связанные с первыми, причем новое окружение норы запоминается очень быстро. Достаточно осе в течение 10 с полетать над гнездом, чтобы на многие часы запомнить новые ориентиры (фиг. 114).

Еще труднее понять, как ориентируются аммофилы — осы, питающиеся гусеницами и пауками. Филанты доставляют свою добычу по воздуху, что, несомненно, облегчает ориентировку. Но осы, о которых идет речь, тащат пауков и гусениц по земле, иногда издалека, и все-таки точно находят свою нору. Аммофила буквально совершает подвиг, перенося добычу на расстояние до 100 м, причем, как в этом можно легко убедиться, она действительно хорошо знает местность вокруг норы. Нужно сказать, что перетаскивание гусеницы настолько поглощает внимание осы, что она не обращает никакого внимания на экспериментатора.

Возможно, что общий план местности оса запоминала не только при передвижении по земле, но и во время полетов, хотя, возвращаясь с добычей, она передвигается всегда только «пешком».



Фиг. 114. Разведочный полет осы *Philanthus* над гнездом (окружено сосновыми шишками) (по Тинбергену).

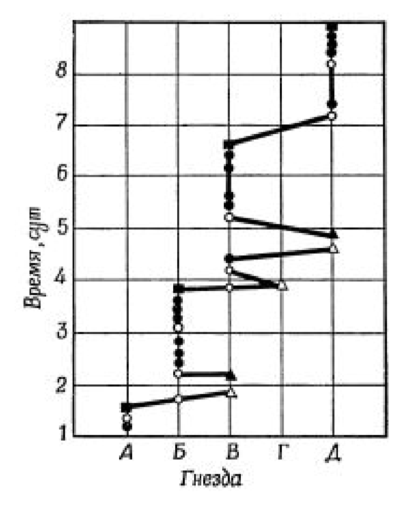


Фиг. 115. Использование отдаленных ориентиров при отыскании гнезда осой *Philanthus*.

Насекомое летит очень низко, так что экран высотой 20 см скрывает от него пейзаж (*А*); однако благодаря окошку в середине экрана (*Б*) насекомому удается ориентироваться, хотя оно может увидеть через него только вершину дерева, расположенного в 80 м. На оси ординат на графиках — время поиска в секундах.

Время от времени оса бросает добычу и совершает короткий полет, чтобы сориентироваться, однако это бывает не всегда. Замечено, что аммофилы имеют привычку подолгу как бы бесцельно бродить по своей территории, что, видимо, способствует знакомству с ней.

Торп помещал перед аммофилой, несущей гусеницу, три довольно высоких металлических загородки (шириной от 50 до 120 см). Он установил, что оса без всяких колебаний обходит



Фиг. 116. Аммофила одновременно следит за несколькими гнездами.

Черные кружки — аммофила приносит гусеницу; белые кружки — приходит к гнезду без гусеницы; белые треугольники — откладывает яйца; черные треугольники — роет нору; черные квадраты — запечатывает гнездо.

препятствия и каждый раз делает это по-разному, наиболее целесообразным способом. Поворачивает ли оса вправо или влево или перебирается через загородку, она в любом случае продолжает тащить за собой гусеницу.

В другом эксперименте Торп выбирал ос, уже знакомых с территорией, он относил их в закрытой коробке на некоторое расстояние. Как только он открывал коробку, осы, схватив своих гусениц, устремлялись прямо к гнезду, которое было так далеко, что экспериментатор сам не мог его разглядеть.

ЗАПОМИНАНИЕ СЛОЖНЫХ ДЕЙСТВИЙ У АММОФИЛ

Берендс (1941) в своих классических опытах с индивидуально помеченными аммофилами доказал, что их поведение может быть даже еще более сложным. Выяснилось, что оса занимает не одну территорию, а иногда сразу три. Она начинает с того, что выкапывает норку на первой территории и откладывает туда яйцо, затем роет норку на второй и тоже откладывает яйцо. Через 1...3 дня она возвращается к тщательно запечатанной первой норке, открывает ее и проверяет, все ли в порядке. Берендс убежден в том, что

это именно *проверка*, поскольку ему удалось наблюдать, как реагирует оса на изменение содержимого норки. Например, если во время первой проверки оса обнаруживает рядом с яйцом гусеницу или кокон, то вытаскивает их наружу. Если же вместо яйца экспериментатор положил (через отверстие сбоку, не повреждая запечатанного осой входа) молодую личинку аммофилы, оса улетает и приносит гусеницу. Появление молодой личинки служит, таким образом, сигналом, что нужно начинать выкармливать потомство.

После того как аммофила, найдя в первой норке вылупившуюся личинку, обеспечивает ее пищей, она проверяет вторую норку. Если нужно, она и туда приносит гусениц, а затем начинает рыть новую норку, на третьей территории. Каждые 2...3 дня она продолжает навещать первую и вторую норки, причем всегда безошибочно находит их. Торп с полным основанием обращает внимание на быстроту обучения аммофил, прочность запоминания и поразительно длительную отсрочку реакций, гораздо более длительную, чем все, что нам известно по опытам с лабиринтом. Добавим, что оса помнит стадию развития личинки в каждой норе.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРУДИЙ

Формы поведения, связанные с использованием орудий, у членистоногих чрезвычайно редки. Укажем здесь на знаменитого краба *Melia tasselata*, который схватывает клешнями актинию *Sagartia* или *Bunodoepsis* и держит ее так, чтобы нематоцисты попадали прямо в его врага. Другой широко известный пример — муравьи-листорезы *Oecophylla*, которые при постройке гнезд используют свои личинки как ткацкие челноки.

Замечательны в этом отношении осы аммофилы, описанные Пекхэмом (1898). *Ammophyla urnaria* челюстями утрамбовывает землю вокруг только что вырытой норки. Некоторые особи зажимают в челюстях небольшой камешек и пользуются им как молотком, а у ос *Sphex pictipennis* такое использование щебня представляет собой, по-видимому, обычную форму поведения и отмечается почти у всех особей.

Возникает вопрос, не являются ли все эти формы поведения простым продолжением инстинктивных действий, как это предполагает Торп? На этот вопрос трудно ответить, поскольку понятие орудия не определено достаточно четко.

СТРОИТЕЛЬСТВО

Нельзя утверждать, что использование насекомыми «орудий» связано с *инсайтом*. В то же время действия, которые многие насекомые производят при починке своих гнезд, кажутся невозможными без понимания задачи. Наиболее поразительные примеры мы находим у общественных насекомых. Но и одиночные насекомые, такие, как стенные и дорожные осы (*Eumeninae*, *Pompilidae*), заделывая дыру в своем гнезде, способны производить действия, совершенно отличные от тех, которые они предпринимают при строительстве. Так, например, восстановление начинается снаружи, тогда как строительство — всегда изнутри. К сожалению, наблюдая, как осы заделывают «экспериментальную» дыру в гнезде, мы не можем быть вполне уверены в том, что они не сталкивались с такой же задачей в естественных условиях и что гнезда пилюльных ос, например, никогда не повреждают птицы. Поэтому нельзя рассматривать эти случаи как пример поведения животного в совершенно новой для него ситуации.

Есть и другие, не менее удивительные примеры. Дембовский описал в 1933 году, как восстанавливает свой домик личинка ручейника *Molanna*. Если личинка по каким-то причинам остается без домика, то она либо строит новый, либо перебирается в какой-нибудь пустующий. Во втором случае Дембовскому пришлось наблюдать очень интересные вещи.

Если личинка находит слишком большой домик, то прежде всего она укорачивает его, а потом принимается за сужение трубки. Если повредить заднюю половину домика, то личинка разрушит поврежденную часть и разместится в передней части трубки; она может также восстановить отсутствующую заднюю половину и затем занять в домике свое обычное положение. На разрушение задних двух третей домика личинка может реагировать по-разному. Дембовскому удалось наблюдать 6 вариантов реакции:

1) личинка строит новый домик из остатков старого;
2) личинка достраивает переднюю часть трубки;
3) личинка достраивает заднюю часть домика, причем крыша спереди разрушается, а затем строится заново;
4) личинка пристраивает сзади вторую крышу, так что получается трубка с двумя входами;
5) личинка пристраивает сзади новую крышу и разрушает старую, так что устройство домика полностью изменяется;
6) наконец, в процессе работы личинка может изменить план действий, например пристроить сначала вход, а затем разрушить его и начать пристраивать заднюю половину.

Как пишет Торп, создается впечатление, что *цель личинки состоит не в выполнении определенной последовательности действий, а в постройке домика определенного вида*. К тому же, по наблюдениям Дембовского, в процессе строительства личинка, несомненно, совершенствует свои навыки; так, четвертый свой домик она строит гораздо лучше, чем первый. Как показал в 1958 году Шлеп, она использует для постройки любой материал, который есть

поблизости. По данным Франкхаузера и Рейка (1935), личинка американского ручейника *Neuronia postica* может строить свой домик из самого необычного материала, причем справляется с этой работой даже после удаления передних ножек.

Еще более интересное явление наблюдал Леконт у паука, относящегося к роду *Nephila*. Этот паук плетет огромную паутину площадью около 1 м²; он это делает и в лаборатории, если предоставить в его распоряжение деревянную рамку, укрепленную на стержне. Если расположить рамку почти горизонтально, то средняя часть паутины довольно заметно провисает. В таком случае пауки прикрепляют к центру паутины дополнительную нить и подтягивают паутину к потолку так, чтобы она была в одной плоскости с рамкой. Очень интересны реакции пауков на появление в паутине посторонних предметов. Обычную нитку паук скрутит в клубок и выбросит наружу. Если один конец нитки прикрепить к потолку, то пауки, по крайней мере некоторые, подвешивают к потолку и другой ее конец, так чтобы она не касалась паутины.

У насекомых часто встречаются и другие не менее интересные формы поведения. Просто при строительстве гнезда проявляются самые изощренные их способности. Иногда кажется даже, что отказ от таких понятий, как инсайт, применительно к подобным действиям вызван не реальными причинами, а философским предубеждением.

ОБЩЕСТВЕННЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Именно у общественных насекомых инстинктивные формы поведения достигают своего наивысшего развития не только по сравнению с другими насекомыми, но, может быть, даже и со всеми остальными животными. В этой книге мы не ставили перед собой задачу детально описать их поведение, которому только за последние несколько лет было посвящено огромное число работ. Я расскажу лишь о пчелах, поведение которых изучено лучше всего, и приведу некоторые примеры сложных форм поведения у муравьев и термитов.

МЕДОНОСНАЯ ПЧЕЛА

Эта древняя спутница человека (уже рисунки в пещере Альтамира изображают сбор меда диких пчел) всегда была предметом пристального внимания; с ней связано множество суеверий, впрочем, более интересных для этнографа. Литература о пчелах очень обширна, им посвящено несколько международных научных журналов, и для того только, чтобы перечислить ученых, сделавших пчелу объектом своих исследований, потребовался бы целый том. Но основное и, несомненно, наиболее важное из того, что нам известно о пчелах, дали миру исследования мюнхенской школы во главе с гениальным Карлом Фришем.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПЧЕЛ

Пчелиный рой моногамен; вторую матку терпят лишь в исключительных случаях, да и то очень недолго. Единственная матка откладывает по 1500...2000 яиц ежедневно в течение периода активности (до наступления зимних холодов). Впрочем, в самом начале она откладывает лишь по нескольку яиц в день. Эти первые яйца бывают всегда только оплодотворенными, из них выходят рабочие пчелы. Позднее, в мае — июне, матка отложит некоторое число неоплодотворенных яиц, из которых выведутся самцы. На каждую колонию приходится лишь по нескольку сотен самцов, тогда как рабочих пчел в ней намного больше — от 40 000 до 50 000. В мае — июне пчелы готовятся к роению — выкармливают новую матку. В это время некоторые личинки получают особую пищу — маточное молочко, выделяемое нижнечелюстными и глоточными железами рабочих пчел. Если личинка обычной рабочей пчелы получает всего несколько миллиграммов этого вещества в самом начале, то личинки, из которых впоследствии выведутся матки, буквально купаются в нем в течение всего личиночного периода. Благодаря этому специальному режиму питания у них развиваются яичники и они становятся полноценными самками. Самцы, как и рабочие пчелы, получают смесь нектара с пыльцой. Молодая, только что вылупившаяся матка еще несколько дней проводит в улье, причем рабочие пчелы не обращают на нее особого внимания. В течение этих нескольких дней пчелы-разведчицы вылетают на поиски нового жилья.

После того как подходящее жилье найдено, колонию охватывает «лихорадка роения». Пчелы приходят в сильное возбуждение, температура гнезда в это время может повыситься до 40 °С. Рабочие пчелы подталкивают к летку старую матку, которая, по-видимому, не хочет выходить. Когда она наконец вылетает, ровно половина колонии (с точностью до нескольких десятков граммов) следует за ней, а в улье остается молодая царица.

С наступлением зимы трутней убивают или просто выгоняют наружу, и они гибнут от холода. Откладка яиц прекращается, и пчелы сбиваются в плотные клубы, внутри которых температура никогда не падает ниже 12...15 °С, даже если снаружи она очень низкая (—20 °С). Терморегуляция осуществляется бесперебойно, пока в колонии остается мед.

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ СООБЩЕСТВА. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

У пчел в колонии поддерживается *постоянная температура тела*. В то же время у изолированной пчелы она почти так же изменчива, как и у любого другого насекомого. В той части сотов, где находятся яйца, личинки и куколки, в течение всего периода выращивания расплода поддерживается температура 33...34 °С. Физиологический механизм такой регуляции точно не известен, хотя, несомненно, он в значительной мере связан с расщеплением глюкозы у взрослых пчел. Гораздо лучше известно, как пчелы борются с чрезмерным перегревом улья в разгар лета. Прежде всего многие пчелы начинают проветривать улей, частыми взмахами крыльев создавая отток воздуха к летку. Другие приносят воду и разбрызгивают ее по поверхности сотов, чтобы испарение поглотило несколько лишних калорий. Наконец, если все эти меры не помогают, часть рабочих пчел вылетает наружу, образуя перед ульем плотный клубок. Борьба с перегревом, видимо, труднее дается пчелам, чем борьба с охлаждением.

Сбор меда. Ниже, говоря о языке пчел, мы увидим, как они сообщают друг другу о наиболее подходящих местах для сбора меда. Находят их, как правило, пчелы-разведчицы, поведение которых заметно отличается от поведения обычных сборщиц. Они находят медоносы по запаху и цвету. Обоняние пчел похоже на наше, хотя они гораздо чувствительнее к запахам цветов, а вот зрение существенно отличается от нашего. Для пчел красный цвет невидим, но зато они воспринимают ультрафиолетовые лучи. Вероятно, листва кажется им светлой, но не зеленой, а серовато-желтой, цветки же, напротив, окрашены для них более разнообразно, с оттенками, которых не видит человеческий глаз. Даже покачивание цветков при небольшом ветре помогает пчелам, поскольку они обладают обостренным восприятием движения. Отправляясь в места сбора меда, пчелы пользуются постоянными воздушными трассами, которые можно нанести на карту. Эти дороги проложены так, чтобы избежать неровностей местности.

Оборона колонии. Любая колония, по выражению Ле Масна, «закрыта» для посторонних пчел, которых отгоняют и даже убивают, если они пытаются проникнуть в улей. Леконт, изучавший факторы, вызывающие агрессивное поведение, показал, что главный из них, несомненно, *движение*. Мертвая или спящая пчела, помещенная в чужой улей, не вызывает никакой агрессии. Но если ее пошевелить, то на нее немедленно нападут и начнут жалить. Точно так же пчелы набросятся и на движущуюся приманку, если она темная, мохнатая и по размерам похожа на пчелу. А если при помощи вентилятора направить на приманку поток воздуха, насыщенный запахом пчелиного яда, то агрессивность пчел достигнет максимума. Этот факт хорошо известен пчеловодам: практика

показывает, что пчелы не любят темную, ворсистую одежду, а после 30 укусов к улью лучше не подходить, так как распространяющийся при этом запах яда приводит рабочих пчел в бешенство. Пчелиный яд имеет приятный запах, воспринимаемый и человеком.

Специальная гвардия — обычно старые пчелы — охраняет вход в улей, подстерегая грабителей, которых они узнают по особому покачиванию перед летком. Если у тех хватает отваги опуститься на площадку перед входом, то они получают серьезную трепку. Исключение составляют заблудившиеся самцы, которые, по-видимому, без особых препятствий могут проникать в любой улей. Сборщицы с полным меда зобом также могут быть допущены в улей, особенно если они примут особую позу подчинения и «подкупят» сторожей, протягивая им пищу на кончике языка.

Как пчелы узнают друг друга. Даже если считать, что пчелы-сторожа узнают посторонних по их необычному виду и особому полету перед входом в улей, то это еще не объясняет, каким образом рабочие одной колонии узнают друг друга. Риббендс предложил вполне удовлетворительное на первый взгляд объяснение. Прежде всего несомненно, что нет двух колоний, даже расположенных рядом, в которых собирался бы одинаковый мед. Дело в том, что в каждом случае пчелы собирают пыльцу и нектар с разных цветов и в разных пропорциях. Это легко доказать, так как анализ пыльцы, которая всегда примешана к нектару, позволяет точно установить, с каких цветов он собран. Общий запах сбора слагается из тысяч компонентов, и здесь возможно бесконечное количество комбинаций. Это вполне логичное объяснение того, как каждая колония сохраняет свою индивидуальность. Однако оставалось по-прежнему неясным, почему каждая пчела имеет тот же запах, что и остальные. Никсон и Риббендс попытались ответить на этот вопрос. Они накормили сиропом с радиоактивным фосфором 6 из 20 000 рабочих пчел одной колонии. Через 24 ч 70% рабочих пчел оказались радиоактивными. Следовательно, в улье происходит обмен кормом, гораздо более интенсивный, чем представляли до сих пор. Это, видимо, один из главных видов активности в колонии, поскольку он лежит в основе узнавания у пчел и их объединения в группы.

Леконт уточнил теорию Риббендса и показал, что на деле все обстоит гораздо сложнее. Здесь не место вдаваться в подробности его экспериментов, очень тонких и остроумных, укажем лишь, что основой узнавания при постоянно производимом пчелами обмене кормом через рот служит не общий запах сбора, а тот запах, который он приобретает в результате специфической обработки взятка в каждой группе рабочих пчел.

Разделение труда. Касты. Простое наблюдение за ульем показывает, что не все рабочие пчелы имеют одинаковые обязанности. У молодой, только что вылупившейся пчелы хорошо развиты

железы, вырабатывающие маточное молочко, и ее основная обязанность — уход за расплодом. Позднее она переключается на производство воска, а затем на уборку и вентиляцию улья. Лишь к концу своей короткой жизни она становится на две-три недели сборщицей. Самые старые пчелы сторожат вход в улей. Реш считал, что каждая пчела обязательно проходит через все эти стадии, но, как мы увидим далее, возможны и некоторые отступления от этого порядка. Линдауэр убедительно показал, что на самом деле относительное число пчел, выполняющих те или иные обязанности, зависит от нужд колонии. Неясен лишь механизм, посредством которого осуществляется в данном случае регуляция. Некоторые стадии могут вообще выпасть. Часть пчел, например, никогда не вырабатывает воска, другие лишь очень недолгое время выкармливают личинок и т. д. Что касается возможности перемены «специальности» пчелы в случае надобности, то сам Реш доказал ее возможность своим знаменитым опытом. Он изменял местоположение улья, так что он оставался без сборщиц и несколько дней не снабжался пищей. Оказалось, что в этом случае у нескольких кормилиц быстро дегенерировали железы и они раньше обычного превращались в сборщиц. Если же, наоборот, на то место, где раньше находился улей, поместить другой улей, в котором было только несколько рамок с расплодом и матка, то произойдет следующее. Вернувшись с взятком и застав улей без кормилиц, сборщицы активно займутся уходом за личинками. Их атрофировавшиеся было железы вновь начнут выделять маточное молочко, и, как и в первом случае, потомство не пострадает.

Возвращение в улей. Пчелы помнят расположение своего улья с точностью до нескольких сантиметров. При первом вылете молодых сборщиц можно наблюдать, как множество пчел несколько минут летает перед ульем, с фотографической точностью запоминая малейшие ориентиры, которые могут помочь им его отыскать. Точность запоминания настолько высока, что достаточно переместить улей на 20 см, чтобы привести в сильнейшее волнение вернувшихся с поля сборщиц, которые будут искать его на обычном месте. Тот факт, что вход в улей находится почти рядом с ними, нимало их не интересует, поскольку он расположен не там, где он должен быть. Известно, что ориентирами служат и близкие, и далекие предметы, неровности почвы, деревья и т. д. Цвет и форма улья приобретают значение, лишь когда пчела находится в непосредственной близости от него. До сих пор было принято считать, что длительность запоминания у пчел не превышает 3...4 дней. Но это представление не совсем верно. В самом деле, наблюдения Вюйома показывают, что сборщицы до самой смерти помнят расположение улья. Если местоположение улья изменить, то даже много времени спустя, возвращаясь, они делают крюк в ту сторону, где он находился раньше. Легко находят дом только

молодые сборщицы, впервые вылетевшие за взятком, когда улей уже стоял на новом месте.

Гормональные влияния. Относительно недавно стало известно, как пчелы узнают о присутствии матки и как осуществляется ее влияние на пчелиную семью. Когда улей остается без матки, рабочие пчелы начинают строить специальные ячейки-маточники. Маточник представляет собой увеличенную ячейку, наполненную маточным молочком. Если вернуть в улей старую матку, то пчелы разрушают новые маточники. То же самое происходит, если в улей помещают мертвую матку. Пчелы совершенно так же теснятся около нее и стараются прикоснуться к ней, словно она живая. Такую же реакцию вызывает и высохший экземпляр, пролежавший несколько лет в коллекционном ящике. Пэн установила, что появление в улье даже трупа матки приостанавливает развитие яичников у рабочих пчел.

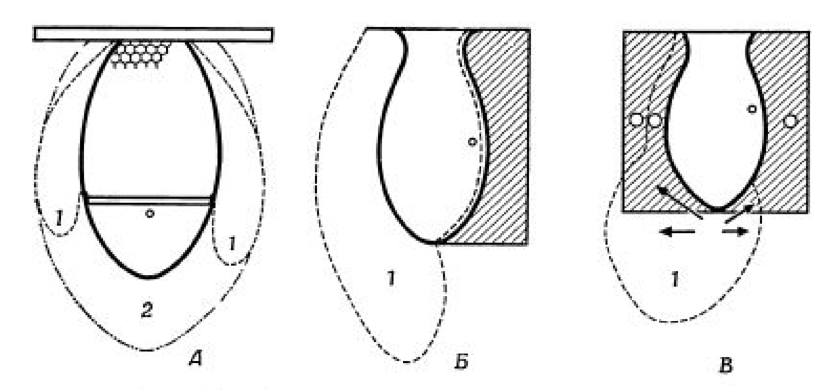
Опыты с мертвыми матками заставили предположить, что их влияние на пчелиную семью опосредуется через какое-то химическое вещество, довольно устойчивое, поскольку оно сохраняет свою активность даже после трехлетнего хранения на воздухе. Вещество это было выделено, и сейчас Батлер, а также Пэн и Барбье занимаются его очисткой и исследуют его состав и свойства. Пчелы, окружающие матку в улье, непрерывно прикасаются к ней и уносят это вещество — *феромон матки* — на себе. Обмениваясь пищей с другими пчелами, они одновременно передают им и феромон. Он-то и подавляет развитие яичников у рабочих пчел. Но уже через несколько часов после удаления матки из колонии здесь начинает сказываться недостаток феромона. Освобожденные от его тормозного влияния яичники рабочих маток начинают увеличиваться, и если улей долго остается без матки, то рабочие пчелы могут даже откладывать по нескольку неоплодотворенных яиц, из которых выводятся трутни. Одновременно некоторые ячейки расширяются и превращаются в маточники. Таким образом обеспечивается сохранение колонии. Как мы видим, в улье осуществляется регуляция, вполне сопоставимая с гормональной регуляцией внутри организма.

Строительство. Издавна людей поражала красота и правильность восковых сооружений пчел. Однако мало кто из биологов после Реомюра и Хюбéра пытался изучать их. Лишь недавно были опубликованы результаты наблюдений Даршена, который исследовал технику строительства новых и восстановления поврежденных сотов.

Прежде всего напомним, что сооружение сотов — явление общественное. Изолированные пчелы или небольшие группы пчел ничего не строят. Строительство начинается при наличии определенного минимума пчел и обязательно в присутствии матки. По данным Даршена, сооружать соты без матки могут только

очень большие, многотысячные колонии. Даже такая операция, как сооружение крышечки над ячейкой, требует участия по крайней мере 300 рабочих пчел.

Критические зоны. Чтобы хорошо разобраться в работах Даршена (фиг. 117), нужно помнить, что небольшой эллипсовидный сот, который сначала сооружают пчелы, не во всех своих частях одинаков. Наиболее чувствительны к экспериментальным вмешательствам зоны прироста, т. е. края нижней части сота. Малейшее препятствие, например кусок спички, воткнутый в нижний край сота, сверху огибается валиком, который лишь впоследствии прикрепляется внизу. Но тот же кусок спички, воткнутый в верхнюю часть сота, на границе с деревянной рамкой, не вызовет никаких нарушений в строительстве.

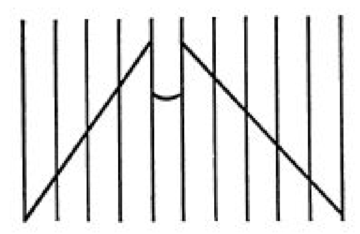


Фиг. 117. Строительство сота у пчел (по Даршену).

А — прикрепление продольно расположенной пластинки к нижней части сота вызывает появление двух лопастей неправильной формы (*1*), которые лишь впоследствии соединяются друг с другом (*2*); *Б* — в правую часть сота введена металлическая пластинка (заштриховано); строительство здесь полностью прекращается, оно продолжается только в левой части (*1*); *В* — металлические пластинки помещены с обеих сторон сота. В правой пластинке проделано лишь одно отверстие, и с этой стороны пчелы ничего не строят. Чтобы заставить пчел начать строительство, нужно проделать хотя бы два отверстия (как в левой пластинке) (*1*).

Особое действие оказывает помещенная на край сота тонкая металлическая пластинка шириной в полсантиметра; с этой стороны строительство полностью приостанавливается, так что сот становится асимметричным. Но если в пластинке проделать отверстия подходящего диаметра и достаточно близко друг к другу, то пчелы понемногу покроют пластинку воском и включат в общую конструкцию. О том, что толчком к строительству служит именно наличие дырочек в пластинке, говорит и следующий опыт: если поместить в улей деревянную доску с шариками воска на ней, то пчелы не обратят на нее никакого внимания, но если в доске будут отверстия, то сразу же начнется сооружение сотов. Прежде

всего к этим отверстиям приближаются пчелы-строительницы, которые просовывают в них лапки то с одной, то с другой стороны или сидят на их краях головами друг к другу, сцепившись лапками. Во время сооружения сотов вокруг строительства всегда можно видеть длинные гирлянды пчел, сцепившихся лапками и пребывающих в полной неподвижности. Наблюдения за гирляндами строительниц позволили Даршену высказать предположение, что для передачи информации о ходе строительства пчелам служит «язык тактильных ощущений» — те небольшие изменения в напряжении мускулатуры, передаваемые при контакте с помощью ножек, которые происходят у пчел по мере продвижения строительства. Законы этого языка нам пока еще совершенно неизвестны.



Фиг. 118. Пример сложной переделки сота (по Даршену).

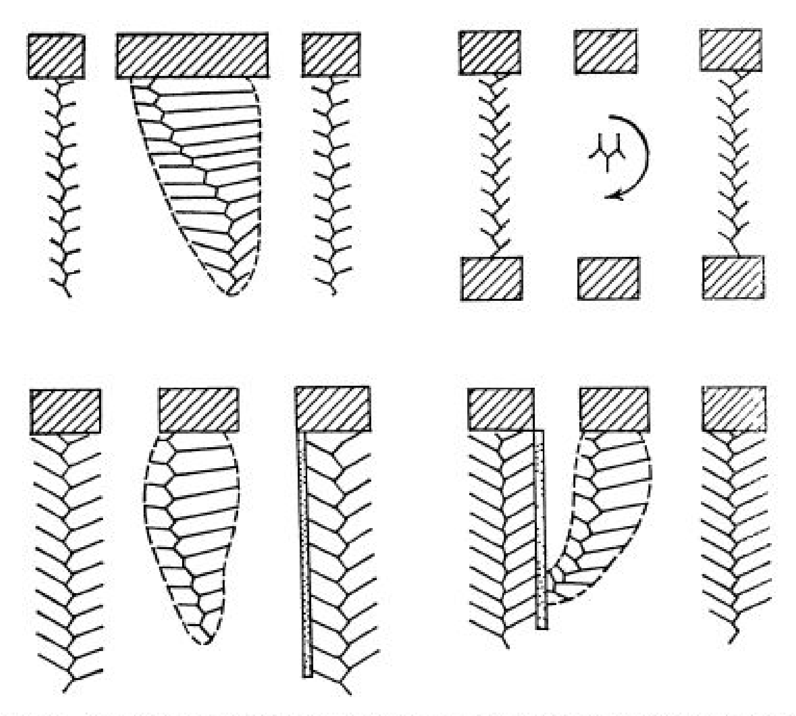
Один лист вощины был изогнут в форме буквы V. Чтобы добиться параллельного расположения отверстий ячеек по отношению к другим сотам, пчелы удлиняют некоторые из них, а дно ячейки в вершине буквы V перемещают.

Поддержание параллельного расположения сотов. Известно, что соты располагаются в улье параллельно, но по ближайшем рассмотрении оказалось, что пчелы следуют этому правилу в разумных пределах и не добиваются строгого параллелелизма во что бы то ни стало. Исправляя нарушения в расположении сотов, пчелы могут выполнять целый ряд сложных действий. Если, например, сот согнут под тупым углом, то пчелы наращивают стенки наиболее далеких от вершины угла ячеек, а края самых близких обгрызают так, чтобы все они лежали в одной плоскости. На дно тех ячеек, которые оказались из-за этого слишком глубокими, пчелы добавляют воск (фиг. 118).

Чтобы доказать, что пчелы действительно стремятся расположить соты параллельно, Даршен поставил следующий опыт: между двумя сотами он поместил перпендикулярно небольшую пластинку воска. Довольно скоро пчелы скрутили ее и поместили параллельно сотам. Это было сделано гирляндой строительниц; они тянули пластинку в разные стороны в соответствии с какими-то сложными законами, которые нам еще не вполне ясны.

Способность к адаптации. Установлено, что пчелы могут решать довольно сложные задачи, но применяют для этого свои собственные «пчелиные» методы. Даже полное изменение всех

«условий задачи», например перемещение сотов в горизонтальное положение вместо обычного вертикального, не вызывает практически никаких серьезных нарушений. Матка продолжает откладывать яйца, а сборщицы — свой нектар как в нижние, так и в верхние ячейки сотов, не испытывая, казалось бы, никаких затруднений.



Фиг. 119. Восстановление параллельного расположения сотов (по Даршену).

Верхний ряд, слева: пчелы отклоняют вправо сот, прикрепленный слишком близко к левому. Чтобы край сота был параллелен соседним, часть ячеек пчелы делают более глубокими. *Справа* показано, как кусок вощины, помещенный перпендикулярно сотам, пчелы располагают параллельно им. *Нижний ряд, слева*: основание среднего сота сильно смещено влево, а к правому соту приставлен листок картона. Пчелы располагают сот параллельно остальным. *Справа*: лист картона помещен слева, и пчелы прикрепляют к нему средний сот. В этом случае пчелам не удается расположить его параллельно остальным сотам, поскольку их строительное поведение зависит от ближнего участка сота, который в данном случае замещен картоном, в котором к тому же нет ячеек.

Пчелы переделывают соты не только для того, чтобы сохранить их параллельное расположение. Они могут исправлять более мелкие детали постройки и устранять все, что мешает их работе. Долгое время пытались выяснить, способны ли одиночные пчелы-каменщицы восстанавливать дно своего цементного гнезда, если видят, как собранный ими нектар с пыльцой вытекают через проделанную экспериментатором дыру в дне. По-видимому, они могут

это делать только в том случае, если гнездо повреждено в период сбора, но не позже. После того как пчела запечатала гнездо, она считает, что строительство закончено и ей незачем к нему возвращаться, даже если в основании гнезда открылась зияющая дыра. Как убедился Даршен, у домашних пчел дело обстоит совсем иначе. Они ловко заделывают дыры в дне и стенках ячеек, вытаскивают и выбрасывают воткнутые в дно булавки. Для того чтобы вынуть булавку, воткнутую параллельно дну, они выгрызают участки стенок, а затем быстро заделывают повреждения.

Высокая адаптивность поведения пчел проявляется и в их способности использовать для размещения меда и даже личинок ячейки из самого необычного материала. Если в разгар взятка поместить в улей просто кусок дерева с беспорядочно расположенными в нем круглыми углублениями, то пчелы начнут наполнять их медом. Они могут пользоваться также искусственными сотами, изготовленными из тонкого алюминия, хотя и не держат там личинок. А в штампованные пластмассовые соты пчелы не только складывают мед, но и выращивают там личинок.

Даже маток пчелы могут выращивать в искусственных ячейках. В оставшийся без матки улей пчеловоды помещают восковую мисочку, и пчелы охотно ее принимают, придают ей удлиненную форму и заполняют маточным молочком. Как показал Вюйом, стеклянные и пластмассовые мисочки пчелы принимают не менее, а, может быть, даже более охотно.

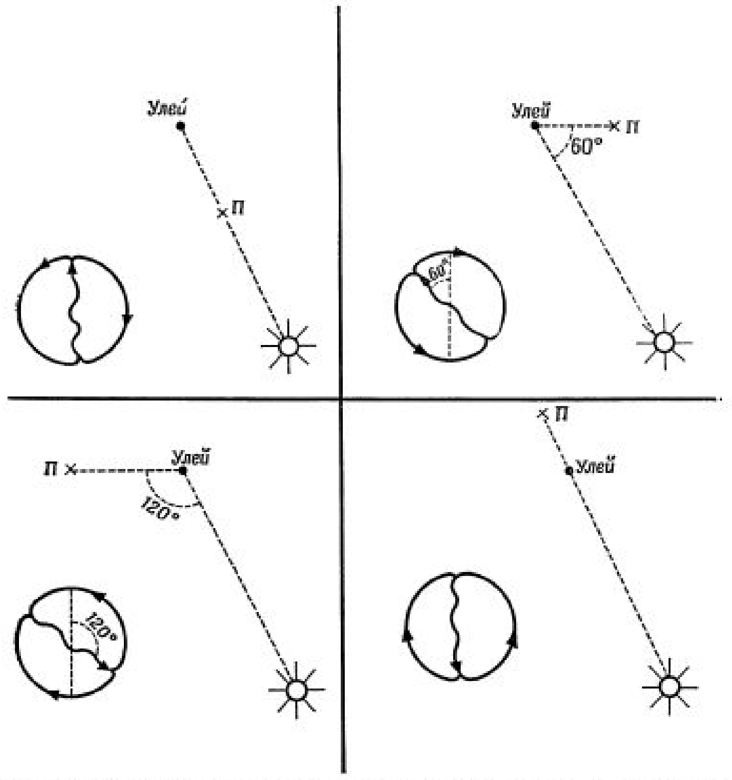
ЯЗЫК ПЧЕЛ

Этот термин в свое время очень шокировал лингвистов, которые подвергли опыты Фриша совершенно необоснованной критике, обнаружив при этом полное непонимание его работ. Мне кажется целесообразным остановиться здесь на некоторых деталях.

Решающий эксперимент по изучению принципов пчелиного языка (фиг. 120). Поместим в центре лужайки удобный для наблюдения улей конструкции Фриша. Рамки в нем размещены одна над другой, а одна из стенок стеклянная. Это позволяет легко следить за пчелами, особенно если они помечены разной краской. Поставим в четырех разных направлениях от улья на расстоянии 800 м каждая четыре мисочки с медом. Около каждой мисочки поставим по одному наблюдателю. Если один из наблюдателей, например, тот, что стоит с северной стороны, заметил пчелу, то, дождавшись, когда она сядет, он метит ее белой краской. Через некоторое время помеченная пчела улетает, а вскоре к северной мисочке прилетит уже десяток пчел. Но *помеченной среди них нет*. Следовательно, каким-то образом разведчица сообщила сборщицам о направлении к источнику пищи. Далее, оказывается, что если в том же направлении от улья, но на удвоенном расстоянии стоят

другие мисочки, то пчелы полетят только на ту, которую обнаружила разведчица. Следовательно, пчелы указывают не только направление, но и расстояние до источника пищи.

Наблюдатель, стоящий в это время перед застекленным ульем, замечает, что разведчица, вернувшись в улей, быстро описывает

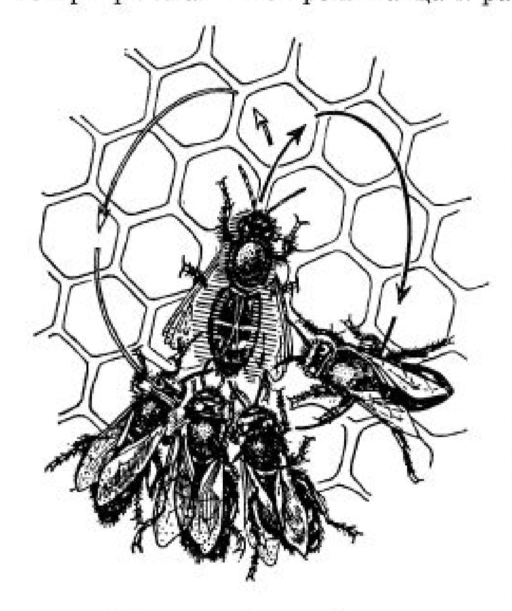


Фиг. 120. Принцип указания направления в виляющем танце пчел (по Фришу).
П — пища.

на сотах какие-то странные фигуры, похожие на восьмерки, причем брюшко ее быстро виляет. Сборщицы явно заинтересованы ее действиями; они следят за всеми ее передвижениями, следуя за ней и дотрагиваясь при этом своими антеннами до ее брюшка. Именно с помощью этого танца, называемого *виляющим*, и передается информация о том, в каком направлении и на какое расстояние следует лететь за кормом. Продольная ось восьмерки может более или менее отклоняться от вертикального направления. Угол наклона соответствует углу между направлением от

улья на солнце и от улья на источник пищи. Сведения о расстоянии пчела передает скоростью танца. Быстрый танец соответствует близкому расстоянию, а медленный — более далекому.

Кроме направления и расстояния, пчела-разведчица во время танца сообщает также о *характере* обнаруженной пищи. Непрерывно притрагиваясь во время танца к разведчице, пчелы-сборщицы, оказывается, улавливают запах цветка, с которого она прилетела. Этому способствует и хитиновый покров пчелы, который лучше, чем все остальные естественные материалы (дерево, шерсть, воск), сохраняет запахи.



Фиг. 121. Виляющий танец (за танцовщицей следуют три сборщицы) (по Фришу).

Расстояние и затрата сил. Указывая пчелам-сборщицам расстояние до корма, разведчица делает поправку на направление ветра: если ветер попутный, то она указывает расстояние меньше истинного, а если встречный, то больше. Следовательно, сборщицы получают информацию скорее об усилиях, которые необходимо затратить, чем об истинном расстоянии до корма. Такой способ оценки очень распространен у примитивных племен, которые выражают расстояние в днях пути с учетом трудностей дороги.

Указание расстояния имеет еще одну дополнительную цель: пчелы-сборщицы узнают о том, какое количество корма они должны взять с собой. Дело в том, что пчела — это весьма несовершенный летательный аппарат и во время длинных перелетов потребляет много глюкозы. Если предстоит длинный перелет, то пчелы, прежде чем покинуть улей, наполняют зоб, так чтобы меда с избытком хватило на длинное путешествие.

Способ указания расстояния. По этому вопросу имеются значительные расхождения между разными авторами. Чтобы понять их аргументацию, нужно разобраться в разных элементах сообщения о расстоянии. Мы говорили, что расстоянию соответствует скорость танца; здесь нужно различать *время, необходимое для двойного оборота*, и *время виляний брюшком*. Как показали изме-

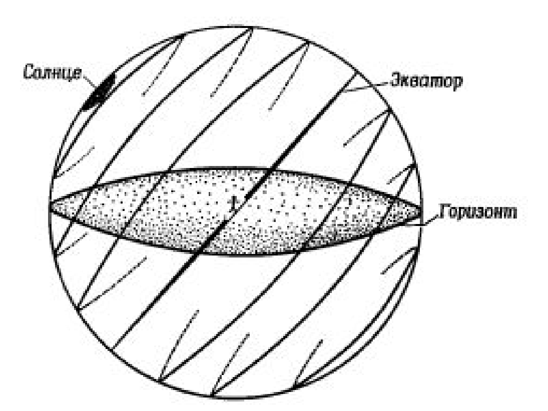
рения с применением киносъемки, *частота виляний* постоянна при любом расстоянии; следовательно, она не может служить единицей измерения. В отличие от частоты *продолжительность виляющего танца* точно коррелирует с расстоянием, причем в большей степени, чем общая длительность танца. Что касается *длины пути, проделанного во время виляющего танца*, то она слабо коррелирует с расстоянием. Сборщицы делают гораздо меньше ошибок, если они проследили несколько стадий танца разведчицы. Видимо, в этом случае они точнее оценивают среднюю продолжительность виляний, которая может несколько различаться в разных стадиях танца. В отличие от Штехе Фриш и Жандер считают, что концентрация обнаруженного раствора сахара оказывает влияние не на *длительность виляний* во время танца, а на общую продолжительность и живость *самого танца*.

Эран тщательно исследовал, с помощью каких средств пчелы оценивают расстояние во время полета. Он пришел к выводу, что пчелы определяют с помощью антенн силу и продолжительность воздействия на них воздушного потока. При этом учитывается мышечная энергия, расходуемая при полете как туда, так и обратно. Можно, как это делал Отто, отнести подальше от улья мисочку с сиропом в тот момент, когда пчела пьет из нее; тогда обратный путь окажется гораздо длиннее. Расстояние, которое укажет разведчица другим пчелам в этом случае, будет соответствовать среднему между длиной пути к мисочке и обратно.

Указание направления. Пчелы указывают направление к корму очень точно, ошибка не превышает нескольких градусов для расстояния 800 м, на которое обычно отлетают пчелы в поисках корма. После своих первых опытов Фриш предположил, что танцовщицы используют солнце в качестве ориентира. Но это предположение вызвало много возражений.

Во-первых, солнце в течение дня перемещается. Хотя мисочка остается на месте, тем не менее пчела указывает направление с учетом перемещения солнца. Бывает так, что источник пищи расположен очень далеко, например за несколько километров. В этом случае пчелы указывают направление в соответствии с положением солнца в момент танца, а не в момент кормежки (Бох, 1956). Далее в период интенсивного медосбора в улье можно видеть «долготанцующих» пчел (Линдауэр, 1954), которые в течение многих часов продолжают танцевать внутри улья, хотя не могут, очевидно, следить за перемещением солнца. Тем не менее они указывают направление совершенно точно, т. е. делают поправку на смещение солнца. Эти пчелы могут танцевать целыми днями; время от времени сборщицы подлетают к этим непрерывно действующим «пчелам-часам», чтобы узнать направление, а затем снова устремляются за кормом. Во-вторых, солнце может скрыться за тучами. Здесь возможны два варианта: либо часть неба свобод-

на от облачности, либо все небо покрыто облаками. В первом случае свет, рассеянный чистым участком неба, частично поляризован, а плоскость поляризации непосредственно связана с положением солнца. Как известно, глаз пчел и многих других насекомых способен различать по-разному поляризованный свет. Об этом свидетельствуют и наблюдения за танцами пчел. Не вдаваясь в подробности довольно сложных опытов Фриша, ограничимся только изложением их сути: можно совершенно дезориентировать танцующих пчел, если с помощью поляроида менять плоскость поляризации света, поступающего в улей. Благодаря особенностям зрения пчел чистое небо представляется им не равномерно



Фиг. 122. Восприятие поляризованного света.
Вид неба для животных, подобно пчелам воспринимающих поляризованный свет. Земля изображена в виде диска в центре прозрачного шара, изображающего небосвод.

синим, а состоящим из ряда переходов от более светлого к более темному. Это позволяет им всегда знать о положении солнца, пока остается чистым хоть клочок неба (фиг. 122).

Однако пчелы продолжают танцевать, даже если небо полностью закрыто тучами. Для этого им нужно видеть тучу, закрывающую солнце. Опыты с применением различных фильтров показали, что инфракрасное излучение здесь ни при чем, но танцы прекращаются при использовании фильтра, поглощающего ультрафиолетовые лучи длиной 3000—4000 Å. Следовательно, именно это излучение позволяет пчелам ориентироваться в пасмурные дни. Эта гипотеза встретила много возражений, поскольку считалось, что ультрафиолетовое излучение поглощается плотным слоем облаков. Однако в 1960 году Фришу с помощью высококонтрастных пластинок удалось показать, что какая-то часть ультрафиолетового излучения все-таки проходит через плотный слой облаков. А в очень пасмурную погоду пчелы из улья не вылетают.

Что происходит, когда солнце в зените? В это время пчелы не могут пользоваться своим обычным методом

ориентации и совсем прекращают полеты. Если все же вынуть из улья несколько пчел и посадить их на мисочку с медом, то их танцы по возвращении будут беспорядочными и в них не будет содержаться указания об истинном направлении до тех пор, пока солнце не сместится от зенита хотя бы на 2,5° (глаз пчелы способен различать даже такие малые углы).

Ночные танцы. Ночью также можно видеть танцующих пчел. Если приучить их летать за кормом в одно место за час до захода и в другое через час после восхода (а это легко сделать, так как, по наблюдениям Линдауэра, пчелы обладают тонко развитым чувством времени), то можно убедиться, что ночные танцы указывают направление, в котором пчелы полетят утром. В полночь танцы пчел беспорядочны и не указывают никакого направления. Виттенкиндт поставил в 1955 году следующий опыт. Он выдерживал застекленный улей в темноте, а затем внезапно освещал его лампой. Танцы пчел сразу возобновлялись, причем направление, которое они указывали, содержало поправку на время, прошедшее с момента затемнения. По наблюдениям Медера, пчела, пойманная во время полета и час просидевшая в темной коробке, без труда вернется домой, где бы ее ни выпустили, несмотря на то, что за это время положение солнца изменилось.

Указание направления в особых случаях. Опыты Отто (1959). Если пчелу вместе с плошкой, из которой она пьет сироп, перенести в другое место, находящееся на том же расстоянии от улья, то по возвращении в улей она укажет направление, соответствующее биссектрисе угла между направлениями на эти два местоположения пищи.

Можно перемещать и одну пчелу, без плошки. Тогда если угловое расстояние между точками не превышает 130°, то пчела укажет направление к кормушке; если же угловое расстояние составляет от 160 до 180°, то она почти всегда укажет направление на место вылета, а угловое расстояние от 130 до 160° — это как бы переходная зона, и при этом пчела может указывать и то и другое направление. Можно заставить пчелу выбрать какое-то одно из направлений, расставив вдоль ее пути цветные щиты. Если отметить таким образом обратный путь, то сборщицам уже будет указана не биссектриса угла, а направление, более близкое к обратному пути, и наоборот. Можно и по-другому изменить интенсивность раздражителей, действующих на пчелу во время полета, например сократить обратный путь, поднеся пчелу ближе к улью. В этом случае указываемое пчелой направление будет отклоняться от биссектрисы в сторону более длинного пути. Итак, ясно следующее. Распространенное ранее представление, согласно которому танцы указывают лишь направление на корм и расстояние до него, объясняется тем, что в нормальных условиях пчела летит за кормом и обратно одним и тем же путем. Теперь мы знаем, что

в случае необходимости танец может учитывать и направление обратного пути.

Верх и низ. Много труда затратили Фриш и его сотрудники, чтобы найти те оттенки пчелиного языка, с помощью которых передается информация о высоте. Предполагалось, что и для этого существует своя система сигналов, так как в естественных условиях пчелы собирают нектар и на травянистых растениях, и на таких высоких деревьях, как клен и каштан. Но здесь немецкие исследователи потерпели неудачу. Их опыт заключался в следующем: улей они ставили на середине горного склона, а корм — выше или ниже. В первом случае танец указывал пчелам, что нужно лететь к горе, а во втором — от горы. Когда плошку с медом поместили на вершине радиомачты, то пчелы просто кружились по сотам, не указывая направления, а сборщицы летели не к вершине мачты, а к ее подножию и искали корм там.

Врожденное и приобретенное в поведении пчел. К числу самых замечательных работ Линдауэра — выдающегося ученика Фриша — относятся его опыты по выяснению соотношения врожденного и приобретенного в языке пчел. Рассмотрим один из его остроумных опытов. Линдауэр воспитывал семью пчел в полной темноте, так что они никогда не видели дневного света. Он выпустил их впервые около полудня, поставив плошку с кормом южнее улья. Затем пчел снова помещали в темноту до следующего полудня, причем, когда их опять выпускали, они направлялись к корму прямо на юг. После этого он перевозил улей на совершенно незнакомую территорию и выпускал пчел рано утром. Пчелы проявили при этом полнейшую растерянность, многие устремились к северо-востоку. Ведь до этого они видели солнце только около полудня, справа от себя, и не смогли «учесть» перемещение солнца утром. Знакомства с полуденным солнцем оказалось недостаточно для внесения такой поправки. Однако если продолжать опыт и на новом месте также выпускать пчел после полудня (достаточно пяти раз), то они смогут ориентироваться и утром. Обучение идет успешно только при подкреплении, в противном случае оно очень затягивается. Свое заключение Линдауэр сформулировал следующим образом: пчелы обладают врожденной способностью пользоваться солнцем как ориентиром уже при первом вылете из улья. Способность связывать свои перемещения с положением солнца также является врожденной, однако ее нужно развивать путем обучения. Таким образом, ночные танцовщицы указывают направление, в котором следует искать корм утром, «пересчитывая» данные о положении солнца, полученные ими днем.

Этому представлению вполне соответствует наблюдение Беккер, что молодые пчелы ориентируются хуже, чем старые, и могут находить улей, только возвращаясь с небольшого расстояния. Швейгер нашел, что указания направления и расстояния подчи-

няются, как и большинство биологических явлений, закону нормального распределения. Интересно, что указание направления не зависит от возраста, а расстояние указывается тем хуже, чем старше танцовщица.

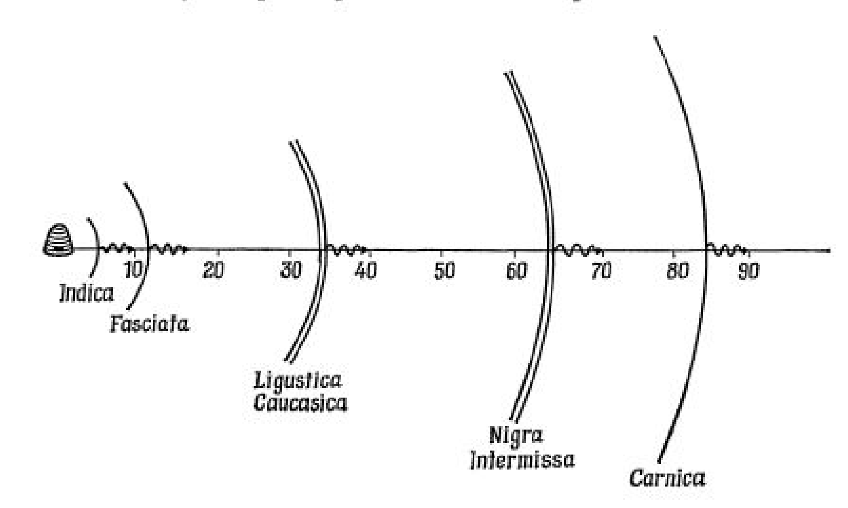
Изменяется ли язык пчел? Кальмус перевез пчелиную семью из северного полушария в Южную Америку, где солнце движется в противоположном направлении. Пчелы оказались совершенно дезориентированными в отличие от местных, вывезенных из Португалии около 400 лет назад. Кальмус полагает, что это свидетельствует о врожденном «знании» того, как движется солнце, знании, которое сложилось в ходе четырехсотлетней эволюции вывезенных из северного полушария пчел. Однако Линдауэр полагает, что если бы Кальмус продлил свои наблюдения, то через 4...5 недель, когда выведутся новые пчелы, никогда не видевшие солнца в северном полушарии, все пришло бы в порядок.

Диалекты. Пчелы всех пород, находя пищу на небольшом расстоянии от улья, просто кружатся на сотах, привлекая внимание других пчел. Предельное расстояние, для которого круговой танец сменяется виляющим, сильно различается в зависимости от породы. От породы зависит также темп танца. Быстрее всех танцуют краинские пчелы, оставляя далеко позади себя немецких и тельенских, а итальянские и кавказские пчелы танцуют медленнее всех остальных. В изученных Бохом роях, состоявших из представителей разных пород, пчелы допускали ошибки потому, что «не понимали» друг друга: краинская пчела не учитывает, что кавказская пчела указывает расстояние более медленным танцем, чем она сама (фиг. 123).

Диалоги. Обычно неспециалисты думают, что язык пчел пригоден только для передачи информации о расположении медоносов. На самом деле его возможности гораздо шире. Незадолго до того, как рой покидает улей, особые разведчицы отправляются на поиски нового жилья. Линдауэр решил выяснить, на каких признаках пчелы основывают свой выбор. С этой целью он перевез на лишенный растительности остров в Балтийском море несколько разнообразных предметов и много ульев, готовых к роению. Оказалось, что пчелы предпочитают плетеные ульи деревянным, особенно если они пропитаны запахом мяты, и выбирают обычно места, защищенные от ветра и близкие к прежнему улью. Они стараются, чтобы новое жилище было затенено и недоступно муравьям. Покинув улей, рой собирается на небольшом расстоянии от него. На его поверхности пчелы-разведчицы танцуют иногда целыми днями. Все это время они указывают направление на найденное место с постоянной поправкой на перемещение солнца. Может случиться, что две разведчицы обнаруживают подходящие убежища в противоположных направлениях. В этом случае рой может разделиться пополам. Впрочем, половина, оставшаяся без

матки, вскоре присоединится к первой. В поведении разведчиц есть одна совершенно поразительная черта — я имею в виду ту легкость, с которой они способны отказаться от найденного ими посредственного жилища и присоединиться к танцам своей более удачливой соплеменницы.

Общение с человеком. Вопреки распространенному заблуждению пчелы не знают человека, их близорукость не позволяет им различить что-нибудь кроме расплывчатых очертаний. Зато человек



Фиг. 123. Различия в максимальном расстоянии, начиная с которого круговой танец (извещающий о пище без указания направления) у разных пород пчел уступает место виляющему (по Линдауэру).

знает пчел и умеет обращаться с ними и извлекать из них выгоду. Стехе поставил такой опыт. С помощью генератора низкочастотных колебаний он приводил кусок дерева или мертвую пчелу в движение, близкое по ритму к виляющему танцу. Он сообщал этой модели даже движения по полукругу под определенным углом к направлению силы тяжести. Оказалось, что пчелы проявляют интерес к танцам модели, следуют за ней некоторое время, а затем разлетаются в самых разных направлениях. Но если обмазать «танцующую» модель тем же сиропом, что налит в расположенную неподалеку мисочку, то пчелы летят в нужном направлении и легко находят сироп.

Описание окольного пути (загадка пчелиного языка). В одном из своих наиболее любопытных опытов Фриш помещал улей по одну сторону холма, а мисочку с сиропом по другую. Пчелы неохотно летают над холмами, предпочитая огибать их. В этом

случае танцовщицы указывают направление по прямой, а расстояние — с учетом усилий, затраченных при полете вокруг горы. Сборщицы находят кормушку без труда, непонятно, каким образом. Бизецкий (1957) попытался по-иному подойти к решению этого вопроса. Он помещал перед ульем туннель, в конце которого находилась чашечка с сиропом. Если туннель был прямой, то танец указывал нормальное направление, если же туннель делал поворот под прямым углом, от направление, указываемое пчелами, соответствовало гипотенузе угла, а расстояние было близким к истинному. Если же тоннелю придавали круглую или Y-образную форму, то танцы были очень сложными и расшифровать их не удалось.

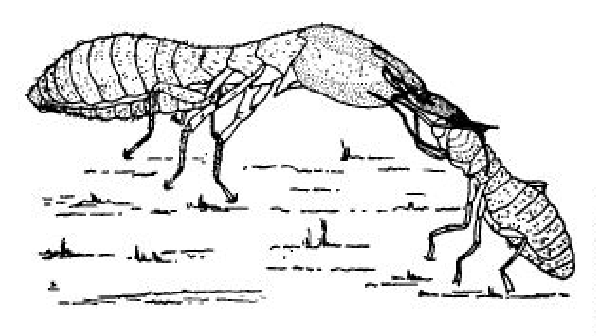
Заключение. Заканчивая это короткое описание языка пчел, я должен подчеркнуть, что здесь приводятся лишь основные положения. Исследования Фриша бесконечно более сложны, а их результаты свидетельствуют о том, что пчелы по своему психическому развитию и уровню общественной организации занимают совершенно особое положение в животном мире.

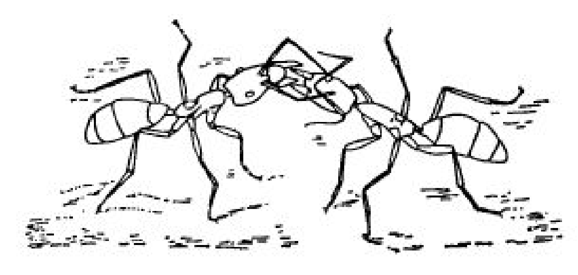
ВЗАИМОПОМОЩЬ У МУРАВЬЕВ

Очень часто можно видеть двух, а иногда и трех муравьев, тянущих какой-нибудь предмет. Я изучал взаимопомощь у муравьев при перетаскивании добычи и убедился, что здесь она действительно существует. Труднее обнаружить ее при транспортировке материалов для строительства купола. Кажется, что в этом случае муравьи действуют каждый сам по себе и даже мешают друг другу, но я не абсолютно уверен, так ли это на самом деле. Глядя на них, я вспоминал иногда, как два-три человека пытаются втащить пятнадцатиметровую балку на крутой склон с множеством препятствий. Их действия могут показаться несогласованными, хотя на самом деле каждый из них старается действовать наилучшим образом в этой трудной ситуации. Как бы то ни было, нельзя сказать ничего определенного без проведения специальных опытов. Впрочем, независимо от того, есть у муравьев взаимопомощь или нет, они переносят весьма значительное количество относительно очень тяжелых грузов и в довольно короткое время втаскивают их на вершину сравнительно очень высокого гнезда.

Вот уже много лет назад Рабо́, наблюдая, как муравьи перетаскивают добычу, заметил, что, когда к одному и тому же предмету сразу бросается несколько муравьев, каждый пытается тянуть в свою сторону независимо от действий остальных. В результате перетаскивание не ускоряется, а задерживается, во всяком случае, нельзя утверждать, что муравьи сотрудничают при перетаскивании добычи. Рабо́ увидел в этом еще одно подтверждение своей теории о том, что общественных животных

притягивает друг к другу слепой тропизм, а поведение их в сообществе не отличается от поведения в изолированном состоянии и не подвержено ни регуляции, ни координации. Грассé, изучавщий поведение муравьев-портных, высказал в принципе сходное, хотя и не столь категоричное мнение: он ограничился указанием





Фиг. 124. Два примера трофаллаксиса (обмен пищей) — характерной для общественных насекомых формы поведения.

Вверху — маленький рабочий термит вида *Bellicositermes natalensis* кормит крупного солдата (по Грассé). *Внизу* — обмен пищей у рабочих муравьев (слева — проситель) (по Берлезе).

на отсутствие координации при перетаскивании добычи, но не преминул привести и другие примеры, в которых проявляется общественная регуляция.

ПОВЕДЕНИЕ РЫЖИХ МУРАВЬЕВ ПРИ ВИДЕ ДОБЫЧИ

Первая стадия — обнаружение добычи. Я кладу на дорожку только что убитую осу *Polistes.* Сначала муравьи пробегают совсем рядом с осой, не обращая на нее никакого внимания. Так может продолжаться 2...3 мин, и ни разу я не видел, чтобы рыжий муравей сразу направился к осе, находящейся на расстоянии нескольких сантиметров. Затем несколько муравьев как бы случайно натыкаются на осу и тут же отскакивают назад. Наконец один из них, внешне ничем не отличающийся от остальных (он мог направляться в гнездо или из гнезда), останавливается на расстоянии нескольких миллиметров, поворачивает и приближается к осе, пока не подойдет вплотную.

Вторая стадия — исследование. Почти сейчас же муравей взбирается на осу и начинает ощупывать ее усиками и облизывать — тем дольше, чем крупнее оса, но не больше 2 мин.

Третья стадия — переноска. Рабочий хватает осу иногда за конец брюшка, но чаще за одну из конечностей и тащит в гнездо. Лишь в редких случаях он толкает ее перед собой или кажется, что толкает. Если муравей схватил осу за ногу с противоположной стороны, то он поворачивает ее либо на одном месте, либо описывая больший или меньший круг. Затем он тащит осу в муравейник, держа ее так, чтобы ось ее тела была перпендикулярна или параллельна направлению движения. Не слишком большие препятствия муравей не огибает, а преодолевает. Если ноша зацепится за какую-нибудь неровность почвы, то муравей сначала довольно долго тянет ее изо всех сил, а потом меняет точку приложения своего усилия, например тянет осу за антенны и в конце концов преодолевает препятствие. Часто, если добыча крупнее осы, муравей, прежде чем схватить ее за антенны, снова принимается ее обследовать. Когда добыча слишком тяжела (несколько связанных вместе ос), он периодически делает остановки и снова исследует ее, ощупывая усиками. Если второй муравей попытается присоединиться к первому, то первый, как правило, бросается на пришельца, который либо убегает, либо остается после короткой борьбы. Не сказывается ли здесь явление доминирования, подобное тому, которое Делёранс и Парди описали у ос?

Некоторые муравьи упорно не хотят ничего перетаскивать, даже если предлагать им осу несколько раз подряд. Это касается и муравьев, ползущих к гнезду и из него. Носильщик, у которого отняли его ношу, при первой же возможности хватает другую. Фаза исследования в этом случае выпадает, и муравей немедленно принимается тащить в гнездо только что подброшенную ему осу независимо от того, побывала ли она до этого у какого-нибудь другого муравья. Осы, побывавшие у других муравьев, принимаются без проверки даже спустя сутки, тогда как «новых» ос муравьи всегда тщательно обследуют. Вероятно, предметы, которыми долго манипулировали рабочие муравьи, приобретают какой-то специфический запах.

Муравьи несут в гнездо далеко не любые вещества. Например, сахар они всегда съедают на месте. Вероятно, чистые углеводы не подлежат переносу в гнездо.

Постепенное увеличение груза. Я подбрасывал муравьям по две, по три и по четыре осы, связанные тонкой, но крепкой ниткой, и пытался выяснить влияние нарастания нагрузки на скорость и другие особенности транспортировки. В первой серии опытов я брал для каждого груза новых муравьев, по 10 раз повторяя опыт (в разные дни). В результате я получил среднее время перетаскивания груза, которое сначала быстро возрастало с увеличением груза (60 с для перетаскивания одной осы и 180 с для перетаскивания двух), а затем увеличивалось очень медленно (189 с для трех ос и 199 с для четырех). Если же сравнивать не средние величины, а данные, полученные для отдельных особей, то обнаруживается очень большая индивидуальная изменчивость; пришлось нашу методику отбросить. Тогда я применил новую методику, при которой один и тот же муравей тащил каждый из четырех грузов. В первой серии опытов я заставлял носильщика нести сразу четырех ос, через 30 см оставлял лишь трех, затем двух и, наконец, одну. Во второй серии опытов я начинал с одной осы и постепенно доводил их число до четырех. Результаты этих двух серий опытов оказались очень различными.

Если начинать с самого тяжелого груза, то время перетаскивания постепенно уменьшается (78 с для одной осы, 246 с для двух, 312 с для трех, 445 с для четырех), причем результаты отдельных особей вполне сопоставимы между собой. Из 6 муравьев лишь один отказался тащить трех ос, хотя только что без видимого затруднения тащил четырех.

При постепенном увеличении груза отказы оказались более частыми. Из 10 испытанных муравьев 6 отказались уже от двух ос, а еще 2 — от четырех.

Для объяснения этих различий я предложил следующую гипотезу. Не все рабочие в силу каких-то психологических или психофизиологических причин (а может быть, просто из-за разного возраста) способны перетаскивать грузы разной массы; они выбирают ношу по своим силам. Можно предположить, что существует два класса рабочих —«слабые» и «сильные». Сильные не ограничиваются тяжелой добычей, а перетаскивают и легкую, слабые же берутся только за легкую.

Сильных рабочих не обескураживает увеличение груза. Они изменяют только место приложения усилия. Не смутит их и последующее уменьшение груза (например, если время от времени слегка подталкивать груз в нужном направлении). Если же «слабым» муравьям подбрасывать слишком тяжелую для них добычу, то они обследуют ее, слегка потянут и бросят.

Проблема взаимопомощи. Прежде всего нужно дать определение этому термину. Следует согласиться с Рабó и Грассé, что когда несколько муравьев тащат один и тот же груз, то возникает впечатление, что каждый тащит его в свою сторону. Однако когда несколько человек выполняют какую-то трудную работу, также бывает иногда трудно разобраться в том, кто из них помогает, а кто мешает. Более того, подчас даже стоящий в стороне рабочий может своим присутствием стимулировать остальных. Рабó подверг критике мои данные о стимулирующем влиянии группы на муравьев *Leptothorax*; однако он, по-видимому, не учел того, что эти данные получены в результате объективных наблюдений,

а вовсе не антропоморфических рассуждений. Я полагаю, что если у муравьев действительно существует взаимопомощь, то 4 муравья дотащат добычу до муравейника скорее, чем один. Таким образом, объективным критерием взаимопомощи может служить экономия времени при выполнении работы несколькими муравьями. Разумеется, слово «взаимопомощь» я использую просто за отсутствием лучшего и имею в виду не сознательное сотрудничество, как у людей, а лишь некий процесс, приводящий к сходным результатам.

Приняв за критерий взаимопомощи экономию времени, я смог в результате своих наблюдений выделить два случая:

1. Добыча не слишком велика и не превышает обычную ношу рыжего муравья (наиболее крупные жертвы, которых я видел у муравьев в течение месяца, были величиной с мясную, а чаще комнатную муху; оса *Polistes* вполне укладывается в эту категорию). Ее обычно тащит один муравей, реже два и совсем редко три. Когда одну осу тащат два муравья, то время перетаскивания сокращается почти наполовину (20 наблюдений).

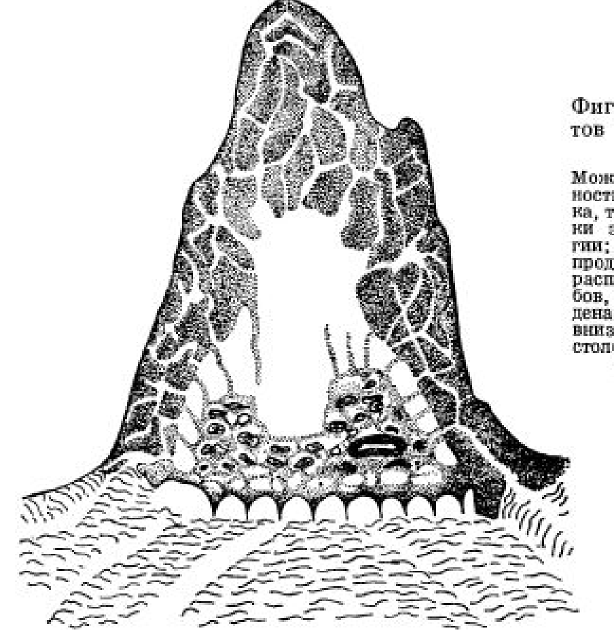
2. Добыча (три или четыре связанные вместе осы) превышает обычный для муравья груз. Как мы видели, рабочий может тащить в одиночку 4 ос, а иногда и больше. Время транспортировки двух ос почти не меняется, когда эту работу выполняют один, два, три и четыре рабочих, по крайней мере если осы привязаны одна за другой. Если же связать ос, положив их бок о бок, чтобы груз имел не удлиненную, а более компактную форму, то на графиках будет отчетливо видна тенденция к ускорению, когда груз тащат четыре муравья вместо двух. Таким образом, экономия времени зависит и от формы добычи.

Механизм взаимопомощи. Итак, по-видимому, взаимопомощь между рабочими муравьями действительно существует, по крайней мере в некоторых случаях. Я бы сказал даже, что было бы удивительно, если бы ее не было. Действительно, с одной стороны, все нашедшие добычу рабочие стремятся вернуться в гнездо, и даже если они тянут в разные стороны, равнодействующая их усилий должна быть направлена в сторону муравейника. С другой стороны, если носильщики почему-либо останавливаются, достаточно легкого толчка груза, чтобы они снова тронулись в путь. Два муравья, вместе несущих добычу, делают остановки в разное время; поэтому когда один муравей останавливается, второй побуждает его двигаться. Таким образом, каждый из носильщиков находится в состоянии постоянного возбуждения, которое в конечном счете приводит к увеличению скорости транспортировки добычи. Даже в тех случаях, когда эта скорость при совместных усилиях нескольких муравьев не увеличивается, она, во всяком случае, не уменьшается сколько-нибудь значительно.

ТЕРМИТЫ И ТЕОРИЯ СТИГМЕРГИИ

Именно на основе изучения термитов Грассé предложил теорию, которая, по-видимому, применима не только к поведению термитов, но и к поведению муравьев, пчел и ос, по крайней мере на *ранних стадиях* строительства гнезда.

Как подчеркивает Грассé (1959), основной вопрос, возникающий при изучении строительства у общественных насекомых,— это вопрос о причинах, побуждающих их «согласовывать» свои



Фиг. 125. Гнездо термитов рода *Bellicositermes* (по Грассé).

Можно видеть неоднородность структуры термитника, трудно объяснимую с точки зрения теории стигмергии; в наружных стенах проделаны галереи, внутри расположены плантации грибов, царская камера (обведена черным) и, наконец, внизу видны знаменитые столбы с конически закругленными концами.

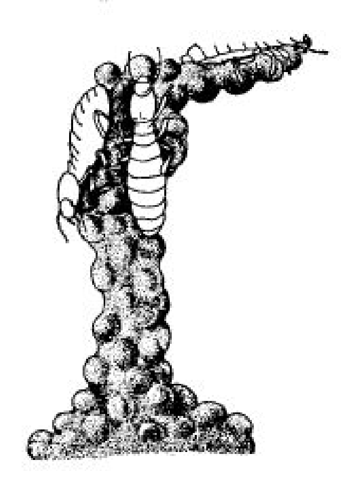
действия так, что в результате возникает сооружение, почти абсолютно стандартное по форме и объему. Если термитов поместить в кристаллизатор, где в беспорядке разбросаны строительные материалы, то в их поведении удается различить следующие три фазы.

Первая фаза — отсутствие координации. Термиты не работают и своим беспорядочным, несогласованным поведением напоминают пчел муравьев в ананалогичной ситуации. Однако через некоторое время отдельные термиты принимаются за работу.

Вторая фаза — несогласованная деятельность. Некоторые термиты переносят строительные шарики и раскладывают их где попало. Другие начинают рыть галерею, но их действия «независимы друг от друга и несогласованны» (Грассé). Термиты совер-

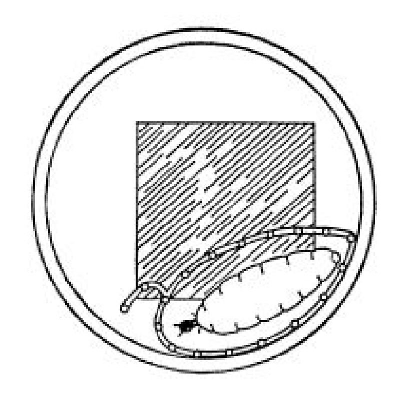
шенно не обращают внимания на то, что делают их соседи, и иногда один термит хватает и утаскивает шарик, только что принесенный другим.

Однако даже на этой стадии удается отметить некоторые общие тенденции в размещении шариков. Так, например, из-за отрицательного фототропизма все рабочие особи стараются складывать



Фиг. 126. Три термита за сооружением арочного свода (по Грассé).

Для строительства используются шарики экскрементов. Вторую половину арки сооружает совершенно независимая группа термитов, но обе постройки точно соответствуют друг другу.



Фиг. 127. Реконструкция «царской камеры» (по Грассé).

Царицу помещают в сосуд с небольшим количеством строительного материала и несколькими термитами; термиты сейчас же строят вокруг нее столбы, затем стену и, наконец, свод.

шарики в темных углах. Скопления строительных материалов создаются также на неровностях дна, которые привлекают всех термитов.

Третья фаза — согласованная деятельность. Поведение термитов остается несогласованным до тех пор, пока в некоторых местах не появятся скопления шариков, которые привлекают термитов гораздо сильнее, чем шарики, разбросанные по одному. Характер будущей постройки зависит от их расположения (горкой или цепочкой).

Если шарики лежат горкой, то начинается строительство столба, который по мере увеличения в высоту становится для термитов все более сильным раздражителем. Рабочие, равнодушно проходящие мимо груды шариков, взбираются на столб и кладут шарик на его вершину.

Если шарики лежат цепочкой, то термиты сооружают из них горизонтальный, вертикальный или наклонный вал, в зависимости от того, как расположена цепочка.

Когда выросли столбы и валы, у термитов появляется новая форма строительной деятельности. Рабочие складывают свои шарики не в центре столба, а немного ближе к краю, так что образуется начало арки. Однако эта работа прекращается, если поблизости нет другой арки или вала, с которыми можно было бы их соединить. На этой стадии строительства на первый план выступает стремление соединять отдельные части.

Очень любопытно привести давнее наблюдение Грассé, что рабочие термиты *Bellicositermes* (совершенно слепые и живущие в полной темноте) могут очень точно соединять две арки без участия зрения и осязания. Для объяснения этого явления Грассé обратился к гипотезе Фореля о «топохимическом обонянии». По мнению Фореля, слепые муравьи различают «круглый» запах щебня, «продолговатый» запах травы, одним словом, могут чувствовать «форму по запаху». Термиты, по предположению Грассé, также могут воспринимать запах арки, пропитанной слюной других термитов. Такая возможность не исключена, но пока еще нет опытов, которые подтверждали бы ее. Однако следует помнить, что термиты работают на чрезвычайно ограниченном пространстве, в непосредственном контакте с другими термитами; воздух здесь буквально пропитан «запахом термитов», а в такой обстановке, должно быть, трудно тонко различать оттенки запахов.

Итак, поведение термитов регулируется *результатами их работы*, которая, как пишет Грассé, сама обладает *стигмергическим* действием (от двух греческих слов, означающих «побуждаю к труду»). Хотя рабочие постоянно сменяют друг друга, на них действует один и тот же раздражитель — возводимая ими постройка. Благодаря этому монументальные сооружения термитов доводятся до конца.

Однако и сам Грассé прекрасно понимал, что в действительности все обстоит значительно сложнее: ведь если раздражителя нет, рабочий отправляется искать его. Так, две удаленные друг от друга постройки, сооруженные разными группами термитов, могут быть впоследствии соединены прямым тоннелем. Грассé установил также, что термиты, которых он изучал в Убанге, использовали для строительства глину, взятую из-под гнезда с глубины 12 м. Впрочем, это общее правило поведения живых организмов: животное не ограничивается пассивным ожиданием раздражителей, а ищет их там, где есть возможность их найти. Однако термиты из Убанги должны были пройти очень сложный лабиринт, для того чтобы снести глину в определенное место, а не в какое-то другое. Это свидетельствует о возможности чрезвычайно совершенной ориентации. Таким образом, не только возводимое сооружение регулирует поведение термитов, но, кроме того, в рабочих термитах заложено стремление искать работу, которую надо выполнить.

Оценка теории стигмергии. Пока еще рано делать окончательное заключение о теории Грассе́. Выскажем все же несколько предварительных замечаний.

Прежде всего отметим, что предлагаемая Грассе́ схема первых фаз строительства кажется довольно убедительной. Такое объяснение, как наиболее простое, прекрасно приложимо и к поведению пчел перед сооружением первого сота, когда они наугад обследуют запасы воска.

Приходится допустить, что чувствительность термита к раздражителям изменяется в зависимости от участка гнезда, в котором он находится. В самом деле, если бы рабочие везде одинаково реагировали на одни и те же раздражители, то гнездо представляло бы собой однородную массу неправильных ячеек и напоминало по форме губку. Но термитник устроен гораздо сложнее. Ячейки можно видеть только в центре, но они неодинаковы: среди них выделяется ячейка царицы, имеющая совершенно особую форму. Стенки гнезда устроены совсем по-другому, чем все остальное гнездо, и, наконец, внизу находятся описанные Грассе́ округлые столбы удивительно правильной формы, которые ничего не поддерживают и похожи скорее на большие сталактиты. Такие столбы строятся, несомненно, совсем другим способом, чем ячейки. Итак, приходится сделать вывод, что термиты *действуют по-разному в зависимости от того, в какой части гнезда они находятся* (при этом либо действительно изменяется поведение термитов, либо существуют разные группы строителей, которые способны к совершенно разным типам реакции). Видимо, здесь перед нами еще один регуляторный механизм, управляющий строительной активностью термитов. Дело в том, что термиты строят и гораздо более сложные гнезда, чем те, которые изучал Грассе́; в частности, очень сложные постройки термитов описал Денё. Их нельзя объяснить исходя из теории стигмергии. Как возникает поразительно правильное переплетение коридоров, колонн и «потайных» переходов в стенках гнезда?

Теория стигмергии, несомненно, более приложима к гнездам, одинаковым во всех своих частях, например к пчелиным сотам. Однако, как показывают опыты Даршена, пчелы часто отступают от стереотипа. Например, они могут добиваться восстановления нарушенной параллельности сотов, надставляя края ячеек и перемещая их дно. Более того, они могут перегибать пластинку воска, расположенную перпендикулярно сотам, так чтобы расположить ее в нужной плоскости. Напомним, наконец, такой странный факт: если в улей поместить квадратную или прямоугольную пластинку воска, то пчелы начнут ее переделывать, чтобы приблизить к традиционной эллипсоидной форме, прежде чем начать вытягивать.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ГЛАВА III

ГЛАВА IV

ГЛАВА V

ЧАСТЬ ВТОРАЯ
ПРИОБРЕТЕНИЕ ОПЫТА

ГЛАВА VI

ГЛАВА VII

ГЛАВА VIII

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ
ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОВЕДЕНИЯ У РАЗНЫХ ЖИВОТНЫХ

ГЛАВА IX

ГЛАВА X